

**КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ И НЕФТЕГАЗОВЫХ  
ТЕХНОЛОГИЙ**

**Е. Е. СУХОВ**

## **ПАЛЕОНТОЛОГИЯ**



**Краткий курс лекций**

**Казань-2013**

**Сухов Е. Е.**

**Палеонтология: Краткий курс лекций для студентов I курса по специальности  
«Геология» / Е. Е. Сухов; Каз.федер.ун-т. – Казань, 2013. –XX с.**

Данные лекции по палеонтологии предназначены для студентов геологических факультетов и геологических вузов, специализирующихся в области стратиграфии и палеонтологии. В предлагаемых лекциях рассматриваются основные разделы палеонтологии, составляющие учебную программу. С учетом современных исследований приводится новейшая систематика, как для Беспозвоночных, так и для Позвоночных животных. Лекции богато иллюстрированы и весьма наглядны, что позволяет студентам глубже осваивать предлагаемый материал.

Принято на заседании кафедры информационных систем

Протокол № 5 от 14.09.2013

© Казанский федеральный университет

© Сухов Е. Е.

<b>Оглавление</b>	<b>стр.</b>
Лекция 1. Введение	5
Царство Простейшие (Protozoa)	6
Тип Саркодовые (Sarcodina)	7
Класс Фораминиферы (Foraminifera)	7
Лекция 2. Тип Археоциаты (Archaeocyata)	9
Тип Губки (Spongia)	11
Лекция 3. Тип Стрекающие (Cnidaria) или Кишечнополостные (Colentaerata)	15
Класс Коралловые полипы (Anthozoa)	16
Подклас Табуляты (Tabulata)	17
Подкласс Четырехлучевые кораллы (Tetracoralla) или Ругозы (Rugosa)	19
Подкласс Шестилучевые кораллы (Hexacorallia)	20
Класс Гидроидные (Hydrozoa)	20
Подкласс Строматопороидеи (Stromatoporoidea)	21
Лекция 4. Тип Членистоногих (Arthropoda)	21
Подтип Трилобитообразные (Trilobitomorpha)	22
Класс Трилобиты (Trilobita)	22
Подтип Хелицеровые (Chelicerata)	25
Класс Меростомовые (Merostomata)	25
Подтип Ракообразные (Crustacea)	26
Класс Остракоды ракушниковые (Ostracoda)	27
Лекция 5. Тип Мшанки (Bryozoa)	28
Класс Голоротые (Gymnolaemata)	30
Класс Покрыторотые (Phylactolaema)	30
Тип Брахиподы (Brachiopoda)	30
Класс Беззамковые (Inarticulata)	32
Класс Замковые (Articulata)	32
Тип Кольчатые черви (Annelida)	32
Лекция 6. Тип Моллюски (Molluska)	34
Класс Брюхоногие моллюски (Gastropoda)	34
Класс Двустворчатые моллюски (Bivalvia)	36
Лекция 7. Класс Головоногие моллюски (Cephalopoda)	37
Лекция 8. Тип Иглокожие (Echinodermata)	44
Подтип Эхинозои (Echinozoa)	45

Класс Морские ежи ( <i>Echinoidea</i> )	45
Подтип Кринозои ( <i>Crinozoa</i> )	46
Класс Морские Пузыри ( <i>Cystoidea</i> )	47
Класс Морские бутоны ( <i>Blastoidea</i> )	47
Класс Морские лилии ( <i>Crinoidea</i> )	48
Тип Полухордовые ( <i>Hemichordata</i> )	48
Класс ( <i>Graptoloidea</i> )	49
Лекция 9. Тип Ходовые( <i>Chordata</i> )	49
Подтип Позвоночные ( <i>Vertebrata</i> или <i>Craniata</i> )	50
Класс Бесчелюстные ( <i>Agnatha</i> )	50
Инфратип Челюстноротые ( <i>Gnathostomata</i> )	53
Надкласс Рыбы ( <i>Pisces</i> )	53
Класс Панцирные рыбы или Плакодермы ( <i>Placodermi</i> )	53
Класс Колючкозубые Акантоды ( <i>Acanthodii</i> )	55
Класс Хрящевые рыбы ( <i>Chondrichthyes</i> )	55
Класс Костные рыбы ( <i>Osteichthyes</i> )	56
Лекция 10. Надкласс Четвероногие ( <i>Tetrapoda</i> )	57
Класс Земноводные ( <i>Amphibia</i> )	58
Класс Пресмыкающиеся ( <i>Reptilia</i> )	59
Класс Синапсиды ( <i>Synapsida</i> )	62
Лекция 11. Класс Птицы ( <i>Aves</i> )	63
Класс Млекопитающие ( <i>Mammalia</i> )	63
Литература	66

# ЛЕКЦИЯ 1

## Введение

Люди находили окаменелые остатки живых организмов с древнейших времён. Сведения о них были известны ещё античным натуралистам, таким как Ксенофан, Геродот, Аристотель и др. Далее изучение окаменелостей возобновляется в эпоху Возрождения, благодаря исследователям, среди которых были Леонардо да Винчи, Джироламо Фракасторо, Бернар Палисси, Георгий Агрикола. Однако представление о том, что останки принадлежат вымершим организмам появилась позднее — одними из первых, вероятно, были датский натуралист **Николаус Стено** и английский естествоиспытатель **Роберт Гук**. Впоследствии многочисленные наблюдения исследователей оформились в науку палеонтологию.

**Палеонто́логия** (от др. греч. Παλαιοντολογία) — наука об ископаемых останках растений и животных, пытающаяся реконструировать по найденным останкам их внешний вид, биологические особенности, способы питания, размножения и т. д., а также восстановить на основе этих сведений ход биологической эволюции. Палеонтологи исследуют не только останки собственно животных и растений, но и их окаменевшие следы, отброшенные оболочки, тафоценозы и другие свидетельства их существования. В палеонтологии также используются методы палеоэкологии и палеоклиматологии с целью воспроизведения среды жизнедеятельности организмов, сопоставления современной среды обитания организмов, предположения местообитаний вымерших и т. д.

**Фосси́лии** (лат. *Fossilis* — ископаемый) — ископаемые остатки организмов или следы их жизнедеятельности, принадлежащих прежним геологическим эпохам. Обнаруживаются людьми при раскопках или обнажаются в результате эрозии. Фоссилии предоставляют важную информацию об организмах эпохи своего образования. Существуют методы анализа, позволяющие приблизительно определить время их образования или консервации.

Фоссилии обычно представляют собой остатки (не путать с человеческими останками) или отпечатки животных и растений, сохранившиеся в почве, камнях, затвердевших смолах. Довольно часто таким образом сохраняются только твёрдые части тела животного — раковины, зубы, кости, которые нередко замещаются минеральным веществом. Мягкие же ткани разлагаются, однако по результатам их взаимодействия с окружающим материалом (изменению формы или химического состава) иногда можно судить о мягких тканях окаменевшего организма. К фоссилиям относят также законсервированные следы, например, ног организма на мягком песке, глине или грязи.

Под фоссилиями могут пониматься любые несовременные остатки или следы живых организмов, однако часто этот термин применяется в более узком смысле для обозначения лишь тех остатков и следов, которые встречаются в до плейстоценовых отложениях и прошли процесс фоссилизации. Такие остатки и следы также называют фоссилиями.

Основателем палеонтологии как научной дисциплины считается. Кювье был самым выдающимся зоологом конца XVIII и начала XIX в **Жорж Кювье**. Особенно ценны заслуги его в области сравнительной анатомии: он не только исследовал строение множества животных, но и установил ряд весьма ценных теоретических взглядов; таков особенно выясненный им закон соотношения органов, в силу которого изменение в одном из органов сопровождается непременно рядом изменений в других. К. установил понятие о типах и в высокой степени улучшил классификацию животного царства. Первые исследования его в области зоологии посвящены энтомологии, за ними последовал ряд работ по сравнительной анатомии различных животных. Исследования Кювье над ископаемыми животными парижского бассейна привели его к теории катастроф, по которой каждый геологический период имел свою фауну и флору и заканчивался громадным переворотом, катастрофой, при которой гибло на земле всё живое и новый органический мир возникал путём нового творческого акта. Ему на смену пришел шотландский ученый **Чарлз Лайель** основоположник современной геологии и теории актуализма, один из самых выдающихся

учёных XIX столетия». В противоположность Кювье он утверждал, что «с древнейших времен до наших дней не действовали никакие другие причины, кроме тех, которые ныне действуют, что действие их всегда проявлялось с той же энергией, которую они проявляют ныне» и что, следовательно, изучение современных явлений может дать надежный ключ к разбору более древних геологических памятников.

Кювье был самым выдающимся зоологом конца XVIII и начала XIX в. Особенно ценны заслуги его в области сравнительной анатомии: он не только исследовал строение множества животных, но и установил ряд весьма ценных теоретических взглядов; таков особенно выясненный им закон соотношения органов, в силу которого изменение в одном из органов сопровождается непременно рядом изменений в других. К. установил понятие о типах и в высокой степени улучшил классификацию животного царства. Первые исследования его в области зоологии посвящены энтомологии, за ними последовал ряд работ до сравнительной анатомии различных животных.

Возникновение палеоботаники связывают с именем **Адольфа Броньяра**. **Жану Батисту Ламарку** принадлежит создание первой теории эволюции. Особое место занимают исследования в области палеонтологии **Карла Рулье**.

Новый этап в развитии палеонтологии начинается с появлением в 1859 году наиболее завершённой теории эволюции **Чарльза Дарвина**, оказавшей определяющее влияние на всё дальнейшее развитие естествознания.

**Чарльз Роберт Дарвин** — английский натуралист и путешественник, одним из первых осознал и наглядно продемонстрировал, что все виды живых организмов эволюционируют во времени от общих предков. В своей теории, первое развёрнутое изложение которой было опубликовано в 1859 году в книге «Происхождение видов» (фото. 1), основной движущей силой эволюции Дарвин назвал естественный отбор и неопределённую изменчивость.

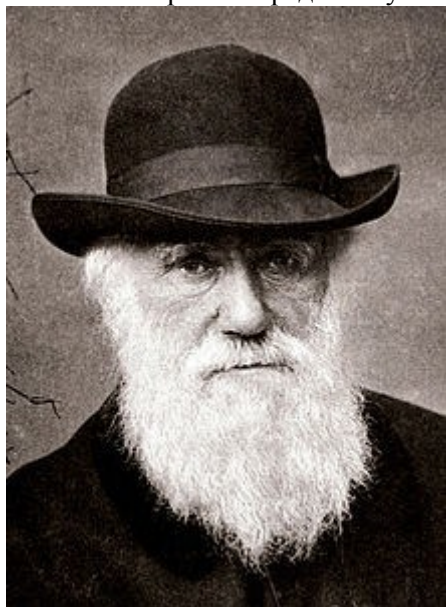


Фото. 1. Чарльз Дарвин

Современная эволюционная палеонтология была основана Владимиром Ковалевским. Именно благодаря исследованиям Ковалевского и его находкам дарвинизм приобрёл палеонтологически обоснованную базу.

## Царство Простейшие ( *Protozoa* )

**Простейшие** (лат. *Protozoa*, от др.-геч. «первый» от др.-греч. «живое существо») — полифилетическая группа, царство одноклеточных или колониальных эукариот, которые имеют

гетеротрофный тип питания. Представителями гетеротрофных протистов являются фораминиферы и инфузории.

Простейшие, как правило, имеют размер около 10—40 микрометров, такие формы хорошо видны в микроскоп. Некоторые одиночные и колониальные виды (крупные инфузории, радиолярии и др.) могут также достигать и нескольких мм и хорошо видны невооружённым глазом. Наиболее мелкие простейшие (токсоплазмы и пироплазмиды) имеют размеры 1—2 мкм. Простейшие обитают в водной среде и почве, занимают различные трофические уровни. Как хищники они питаются одноклеточными или нитчатыми водорослями, микроскопическими грибами, другими видами простейших, а как микрофаг — бактериями и детритом. Простейшие контролируют бактериальные популяции и регулируют их биомассу. Простейшие могут потреблять пищу путём эндоцитоза — например, амёбы окружают пищу псевдоподиями и заглатывают её, в то время как другие простейшие имеют клеточный рот (цитостом), через который они поглощают пищу. Некоторые простейшие способны к осмотрофному питанию. Все фаготрофные простейшие переваривают пищу в вакуолях. Простейшие являются важной пищей для микроскопических беспозвоночных, а также мальков рыб. Экологическая роль простейших состоит в переносе бактериальной и водорослевой продукции на следующие трофические уровни.

Простейшие размножаются делением на две части или множественным делением. Некоторые простейшие размножаются половым путем, некоторые бесполым, большинство групп — и тем, и другим. У некоторых видов (например, малярийного плазмодия) мужские гаметы (микрогаметы) образуются из одних клеток, а женские (макрогаметы) — из других.

### Тип Саркодовые (*Sarcodina*)

**Саркодовые** — большая группа простейших, объединяющая одноклеточных гетеротрофных протистов, у которых отсутствуют жгутики. Все саркодовые — достаточно примитивные организмы со слабой дифференциацией цитоплазмы и наружной мембраны. Классификация саркодовых, как и всех остальных протистов, недостаточно ясна. Основные группы саркодовых (иногда выделяемые в типы): корненожки (рис. 1), актиноподы, фораминиферы, радиолярии, солнечники.

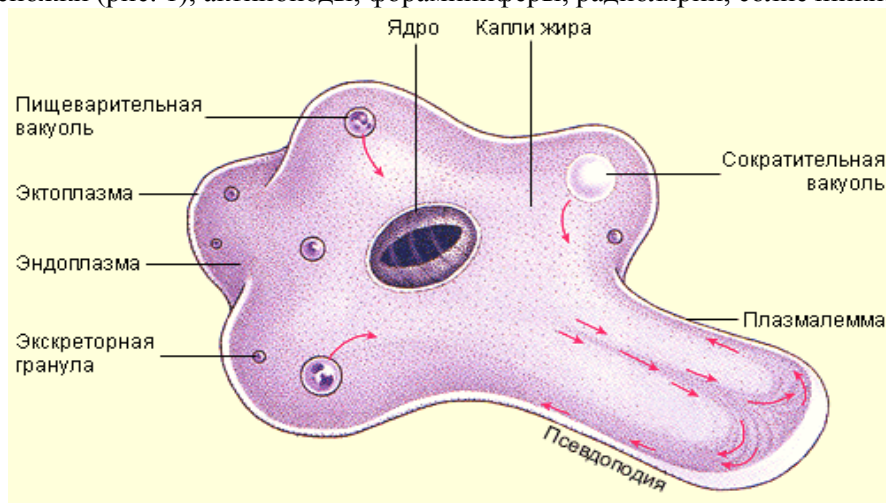


Рис. 1. Внутреннее строение амёбы

### Класс Фораминиферы (*Foraminifera*)

Цитоплазма фораминифер (рис. 2) заключена в известковую (с вкраплениями песка и других частиц), однокамерную или многокамерную, иногда ветвящуюся раковину. Это морские, как правило,

донные организмы. Среди фораминифер чаще всего попадаются экземпляры размерами от 0,1 мм до 1 мм, хотя встречаются и настоящие гиганты – до 20 см. Внутренняя полость раковины сообщается с окружающей средой через многочисленные поры, а также через отверстие в раковине – устье.

У фораминифер наблюдается последовательная смена полового и бесполого поколений. При этом на разных этапах жизненного цикла ядро дважды многократно делится. Образовавшиеся в результате клетки в дальнейшем сливаются, давая начало организмам нового поколения. Однако, в отличие от большинства других животных, подвижные мелкие двужгутиковые гаметы образуются у фораминифер в результате простого митотического деления. Мейоз наблюдается при образовании крупных, лишённых жгутиков агамет.

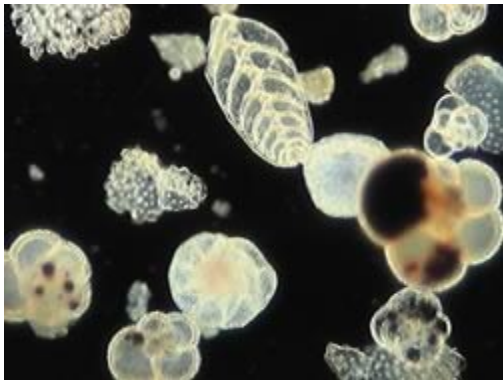


Рис. 2. Фораминиферы

Первые фораминиферы появились ещё в докембрии; в карбоне они достигли расцвета. Раковины фораминифер образовали значительные массы известняка; в каждом кубическом сантиметре породы их до 20 000.

### **Основные черты морфологии раковин фораминифер**

У всех раковин есть камера (камеры) и устье.

По соотношению камер выделяются прямолинейные (одноосные, одно- и двухрядные), спирально-завитые (двухкамерные) и спирально-свернутые (плоско-спиральные, трохоидные, с клубковидным навиванием).

Строение стенки раковин. Псевдохитиновые (из полисахаридов), агглютинированные и секреторные стенки. Однослойные и многослойные стенки.

Секреторные раковины подразделяются по строению стенки:

1. Микрогранулярное – характерно для палеозойских форм – стенка состоит из микросфер кристаллического кальцита.
2. Фарфоровидное – стенка состоит из тонких внешнего и внутреннего аморфных слоев и толстого среднего слоя, состоящего из кристаллических пластинок высокомагнезиального кальцита; характерна пористость.
3. Гиалиновое – при образовании раковины вместе с новой камерой добавляется и новый слой раковинной стенки – стенка многослойная, с тонкими порами.

У некоторых фораминифер раковина состоит из кремнезема (*Silicoloculina*); арагонита (*Involutina*), плохо скрепленных микроиголок кальцита (*Carterina*).

### **Принципы построения систематики фораминифер.**

Систематика основана на морфологии раковин (в том числе - диагностируемой по сечениям), составе и строении стенки и устья, а также дополнительных морфологических образований (валики, септальные арки и др.). Строение устья обычно имеет высокий таксономический ранг. Характер стенки – признак уровня рода. Морфология раковины (очертания, форма септ, дополнительные образования) – признаки видового уровня.

Ныне живет около 4000 видов фораминифер.

**Экология фораминифер.** Палеозойские фораминиферы преимущественно бентосные, иногда прикрепленные. Для некоторых предполагается планктонный образ жизни. Мелководные часто



отличаются массивной толстостенной, скульптурированной раковиной.

Мезокайнозойские – планктонные и бентосные.

Отличия планктонных – более тонкие вздутые раковины.

Максимальная биопродуктивность бентосных форм с секреторной раковиной – на карбонатной платформе, в ассоциации с известковистыми водорослями, в тепловодных условиях.

**Тафономические особенности фораминифер.** Обусловлены минеральным составом скелета (преимущественно кальцит), малыми размерами и образом жизни организмов.

Переотложение крупных фораминифер устанавливается по повреждениям раковин (окатанность, ломаность).

## ЛЕКЦИЯ 2

### Тип Археоциаты (*Archaeocyata*)



Рис. 3. Сечение кубка археоциата *Archaeocyathus*

**Тип Археоциаты** включает одиночные и колониальные примитивные многоклеточные исключительно морские прикрепленные организмы (рис. 3), существовавшие в раннем-среднем кембрии. От них сохраняются кубкообразные одно- или двустенные пластинчато-пористые известковые скелеты. По уровню организации археоциаты, видимо, были достаточно близки губкам; к как и последние, они были фильтраторами.

#### Строение и морфология

Археоциаты имели пористый известковый, вероятно внутренний скелет. Археоциаты конвергентно сходны с одиночными кораллами: сходны общий облик скелетов и часто проявлявшееся развитие пузырчатой ткани. От губок археоциаты отличаются отсутствием спикул, характером прирастания к субстрату и морфологией скелета. Наблюдающееся сходство в строении внутренней полости и боковых камер имеет конвергентное происхождение. Среди археоциат различают одностенные и двустенные формы. У одностенных кубков единая внутренняя полость может быть, свободной либо заполненной различными скелетными элементами.

Строение двустенных археоциат значительно сложнее.

Пространство между наружной и внутренней стенками – *интерваллюм* – заполнено разнообразными скелетными элементами, а у некоторых форм скелетные элементы располагаются и в центральной полости. Для внешней стенки характерно наличие мелких пор, для внутренней – крупных.

## Классификация Археоциат

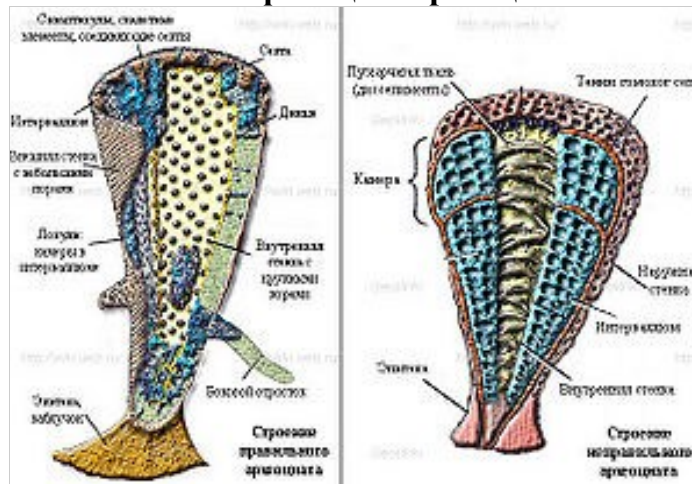


Рис. 4 . Строение правильных и неправильных археоциат

По строению интерваллюма археоциаты подразделяются на два класса: **Правильные (Regulares)** и **Неправильные (Irregulares)**, хотя это разделение, вероятно искусственно.

Класс *Regulares* охватывает одно- и двустенных археоциат с радиальными стерженьками или различным сочетанием в интерваллюме септ и днищ. Одиночные и колониальные. Известны только в раннем кембрии.

Класс *Irregulares* включает только двустенных археоциат, интерваллюмом которых заполнен системой стерженьков, тениями либо многоугольными трубками, а центральная полость нередко осложнена дополнительными скелетными элементами. Организмы одиночные, реже колониальные. Вероятно, неправильные археоциаты дожили до конца кембрия, в верхнекембрийских отложениях Антарктиды (датировка отложений проведена по трилобитам) встречены археоциаты, близкие к *Archaeocyathus*.

### Экология и тафономия

Обильные материалы по остаткам археоциат показывают, что археоциаты обитали на средних и малых глубинах сублиторали открытых морей (до 20-30 м, одиночные особи могли селиться на глубинах до 100 м, но не глубже) с достаточно теплой (около 23-25 °C) водой, причем они могли селиться на любых грунтах, предпочитая не заиленные. Обладая интенсивной способностью к выделению извести с образованием из нее внутреннего скелета и часто поселяясь на кубках отмерших особей, археоциаты создавали как малые, так и большие местные скопления карбоната кальция в виде брекчиевидных археоциатовых известняков. В обстановке и в пределах площади развития благоприятных фаций за длительные этапы времени археоциаты были способны создавать в морях биогермы значительной мощности (до 400-800 м и более), иногда при малом горизонтальном их распространении. Таким образом, археоциаты являлись первыми рифостроителями в истории Земли, до губок и кораллов.

В пределах собственно биогермов археоциатовые кубки часто попадали в ископаемое состояние ненарушенными, захороненными на местах обитания организмов. Материалы такого характера дают большие возможности для установления взаимоотношений между различными особями и видами археоциат, а также между особями этой фауны и водорослями и другими организмами. В числе последних следует отметить частых спутников археоциатовых биогермов – трилобитов, которые, по-видимому, питались археоциатами, выгрызая содержимое их внутренних полостей (Вологдин, 1958). Нередкие находки внутри кубков археоциат продуктов линьки молодых особей трилобитов вполне подтверждают это предположение.

Судя по данным состава вмещающей породы, неблагоприятными факторами для археоциат являлись: привнос извне обломочного или пеплового материала или наступление предельного мелководья, когда кубки археоциат обламывались прибором в большей степени по сравнению с образованием новых особей.

### Геологическое значение

Археоциаты имеют чрезвычайно важное значение для расчленения и корреляции отложений нижнего кембрия как близко расположенных, так и весьма отдаленных территорий (Сибирь, Монголия, Австралия, Северная Америка). В России археоциаты хорошо изучены для Сибирской платформы и Алтае-Саянской складчатой области, где на основании их развития установлены не только ярусы и подъярусы, но и зоны. В среднем кембрии археоциаты утрачивают значение для биостратиграфии. Пространственное распространение археоциатовых рифов позволяет восстановить береговую линию, т. е. соотношение море – суша, а также реконструировать климатическую зональность в раннем кембрии.

### Тип Губки (*Spongia*)



Рис. 5. Различные виды губок

**Губки** (лат. *Porifera*) — тип водных (преимущественно морских) многоклеточных животных. Губок характеризует модульное строение, зачастую сопряжённое с образованием колоний (рис. 5), а также отсутствие настоящих тканей и зародышевых листков. В отличие от настоящих клеточных животных (*Eumetazoa*) губки лишены мышечной, нервной и пищеварительной систем. Тело составлено покровным слоем клеток, подразделяющимся на пинакодерму и хоанодерму, и желеобразным мезохилом, пронизанным каналами водоносной системы и содержащего скелетные структуры и клеточные элементы. Скелет в разных группах губок представлен различными белковыми и минеральными (известковыми или кремнекислыми) структурами. Размножение осуществляется как половым, так бесполом путём. В результате полового размножения у большинства форм образуются плавающие ресничные личинки, которые в разных группах носят различные названия: паренхимула, амфибластула, целлобластула, трихимелла и другие. В настоящее время описано около 8000 видов губок, большинство из которых питается путём фильтрации воды через водоносную систему; немногие виды ведут хищный образ жизни, отлавливая некрупных животных. Ископаемые формы известны с докембрия.



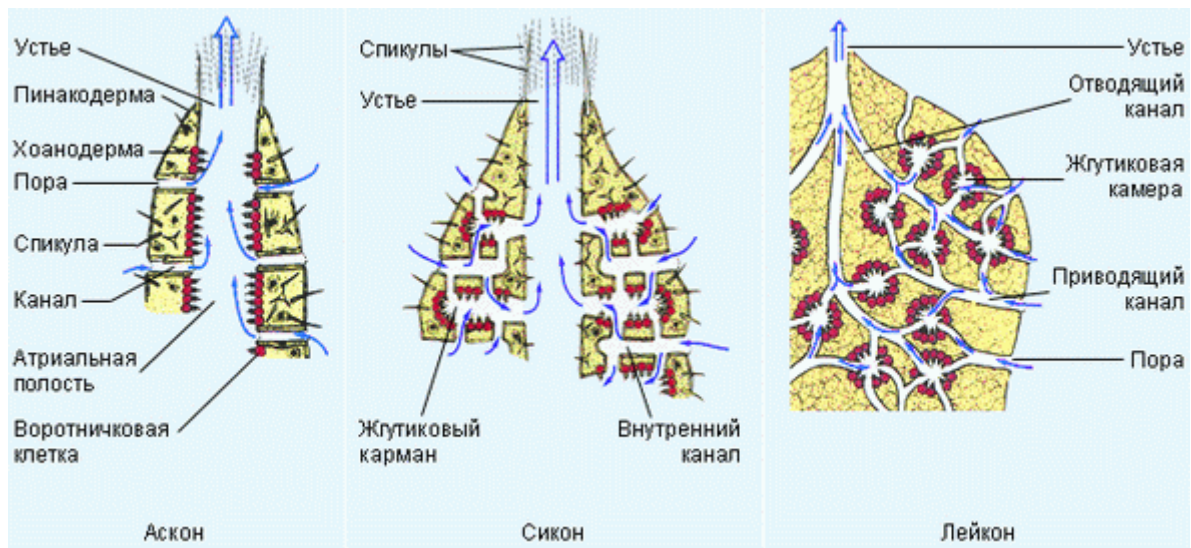


Рис. 6. Общая схема строения

В самом простом случае губка имеет бокаловидную форму (рис. 6) и обладают гетерополярной осевой симметрией. К субстрату губка крепится подошвой; на верхнем полюсе расположено устье — оскулюм, через которое из тела губки выводится вода. У колониальных осевая симметрия нарушается и возникает множество оскулюмов. Стенки губки пронизаны многочисленными порами, ведущими в парастральную полость. Тело состоит из двух слоёв клеток: наружного — дермального и внутреннего, выстилающего внутреннюю полость — гастрального. Между ними формируется мезохил — бесструктурное вещество с отдельными разбросанными в нём клетками (рис. 7).

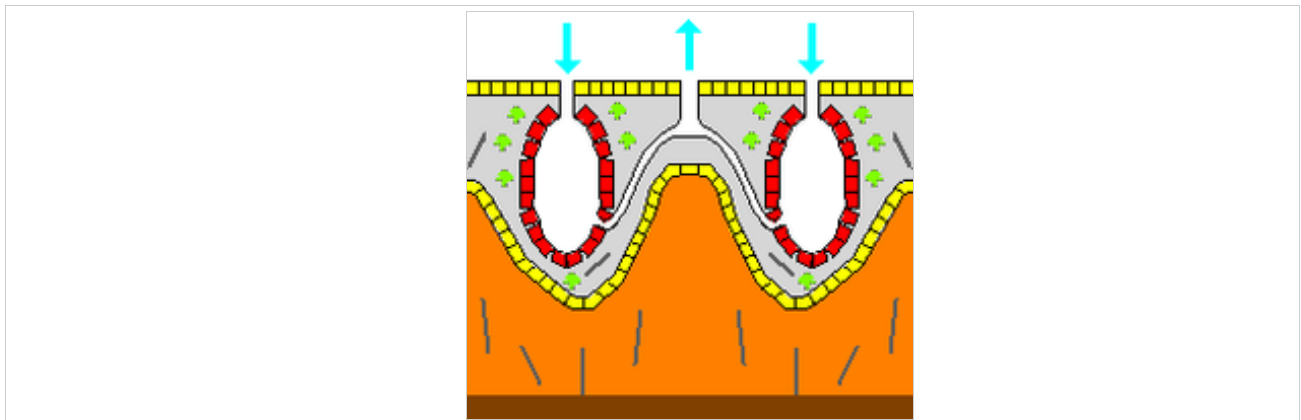


Рис. 7. Гистология известковой губки  
 — пинакоциты — спикюлы  
 — хоаноциты — карбонатные элементы  
 — археоциты и другие типы клеток в мезохиле — субстрат  
 — мезохил — направление тока воды

### Дермальный слой

Дермальный слой губок — пинакодерма — имеет вид погруженного эпителия и образован тонким (1 мкм) слоем пинакоцитов. Пинакодерма выстилает наружную стенку тела всех губок, а также стенки крупных каналов известковых и обыкновенных губок. В зависимости от месторасположения пинакоциты делятся на несколько групп:

- экзопинакоциты — на наружной поверхности тела;
- базипинакоциты — на подошве, прикрепляют губку к субстрату;
- пороциты — перфорированные экзопинакоциты, способны к сокращению;
- эндопинакоциты — на выстилке каналов:
- просэндопинакоциты — приводящих;
- апэндопинакоциты — отводящих.

От настоящего эпителия пинакодерма большинства губок отличается отсутствием десмосом и плотных контактов.

### Гастральный слой

Гастральный слой тела губок — хоанодерма — выстилает жгутиковые камеры или парастральную полость и состоит из хоаноцитов — воротничковых клеток цилиндрической формы. Из центра обращённого в парастральную полость конца хоаноцитов выходит длинный жгут, окружённый плазматическим воротничком. Хоаноциты делятся на 2 типа:

- центральные клетки — регулируют ток воды внутри жгутиковых камер;
- апопильные клетки — расположены у входа в жгутиковые камеры, есть не у всех групп.

### Мезохил

Мезоглея — бесструктурное вещество, заполняющее пространство между жгутиковыми камерами. Имеет тонковолокнистую структуру и состоит из различных типов клеток:

• археоциты — недифференцированные резервные подвижные клетки, способные превращаться во все типы клеток, в том числе половые. Имеют крупное ядро с ядрышком, а также хорошо развитые эндоплазматическую сеть и аппарат Гольджи.

- трофоциты — содержат запас питательных веществ для размножения;
- тезоциты — клетки геммул, наполненные желтком;
- клетки опорного скелета:
- спонгиобласты — тонкие коллагеновые фибриллы;
- лофоциты — толстые коллагеновые фибриллы;
- склеробласты — клетки, образующие скелет губок;
- сократимые клетки:
- колленциты (миоциты) — клетки, способствующие сокращению мезохила;
- нейроидные клетки — возбудимые клетки;
- клетки со включениями — функция не ясна; вероятно, задействованы в запасании веществ, секретируемых гормонами пищеварения.

В состав неклеточного компонента мезохила входят органические молекулы (гликопротеины), свободный коллаген, пищевые частицы и продукты секреторной деятельности клеток.

### Водоносная система

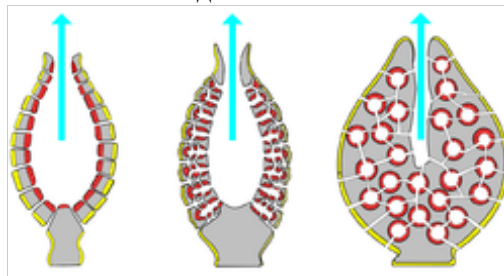
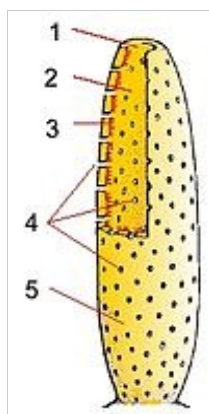


Рис. 8. Основные типы строения водоносной системы губок: сикон, аскон и лейкон (слева направо)

### Аскон

У ряда Известковых губок (рис. 8, 9) произошли увеличение размера жгутиковых камер (рис. 8) и редукция системы приводящих и отводящих каналов. Такие губки состоят из трубки или разветвлённой системы трубок, изнутри выстланной хоаноцитами; при этом поры (остии) открываются непосредственно в жгутиковые камеры. Водоносная система характерна только для двух родов — *Leucosolenia* и *Clathrina*.

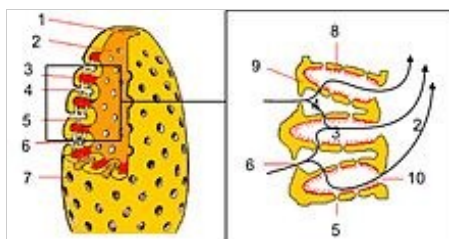


1 — оскулюм 2 — спонгиоцель 3 — хоанодерма 4 — остиум 5 — пинакодерма

Рис. 9. Строение аскон

### Сикон

Формирование сикона вызвано разрастанием мезохила и впячиванием в него участков парагастральной полости (рис. 10), образующих радиальные трубки. Хоаноциты выстилают только жгутиковые трубки и исчезают с других участков атриальной полости. Стенки тела губки утолщаются, и между поверхностью тела и жгутиковыми трубками образуются приводящие каналы. Строение сиконального типа характерно лишь для немногих видов (например, для *Scypha* и *Grantia*).



1— оскулюм  
2— спонгиоцель  
3— приводящий канал  
4— отводящий канал  
5— хоанодерма  
6— прозопиль  
7— остиум  
8— хоанодерма  
9— мезохил  
10— апопиль

Рис. 10. Строение сикона

### Лейкон

Наиболее сложный тип строения. Это колониальные губки с многочисленными оскулюмами. В мощном слое мезоглей много скелетных элементов. Стенка тела пронизана сетью каналов, связывающих многочисленные жгутиковые камеры

Губки делятся на три класса: **известковые губки** (скелет из карбоната кальция), **обыкновенные губки** (скелет из одно- или четырёхосных игл кремнезёма, реже из спонгина), **стеклянные** или **шестилучевые губки** (кремнезёмный скелет из шестиосных игл).

К обыкновенным губкам относятся более 95 % всех видов.

### ЛЕКЦИЯ 3

#### Тип Стрекающие (*Cnidaria*) или Кишечнополостные (*Colentaerata*)



Рис. 11. Современный коралловый полип.

**Стрекающие** (рис. 11), или **книдарии** (лат. *Cnidaria*) — тип настоящих многоклеточных животных (*Eumetazoa*). Исключительно водные обитатели, хотя многие виды могут находиться на суше во время отлива, на это время втягивая щупальца и сжимаясь, тем самым сокращая площадь поверхности и снижая потери воды с испарением. Уникальная черта этого типа животных — наличие стрекательных клеток, которые они используют для охоты и защиты от хищников (их нет только у двух видов из озера Медуз). Описано около 11 тысяч видов стрекających.

#### Строение и образ жизни

Каждая стрекательная клетка снабжена чувствительным волоском, который отвечает за выброс стрекательной нити, через которую в организм жертвы и попадает яд. Полиглутаминовая кислота регулирует осмотическое давление клетки, а внутри стрекательных клеток медуз она фактически запускает выброс нити. Ген, отвечающий за выработку этого вещества, достался путём горизонтального переноса генов от бактерий. Кроме книдарий стрекательные клетки есть у некоторых голожаберных моллюсков (взяты у съеденных книдарий) и у растений семейства крапивные (конвергентное сходство).

Тела книдарий содержат *мезоглею* — желеподобную субстанцию, заключённую между двумя слоями эпителия, обычно состоящего всего из одного слоя клеток. Жизненный цикл имеет две стадии: плавающую форму медузы и сидячую полипов, обе они имеют *радиальную симметрию* тела и рот, окружённый щупальцами, несущими книдоциты. Обе формы имеют единственное отверстие, ведущее в полость тела, используемое для дыхания и пищеварения. Многие виды книдарий организуют колонии (обычно путём почкования), являющие собой единый организм, состоящий либо из медузоподобных или полипоподобных зооидов, либо из их комбинации. Действия координируются децентрализованной нервной сетью с простыми рецепторами. Несколько свободноплавающих *Cubozoa* и *Scyphozoa* имеют балансо-чувствительный орган статоцист, а некоторые ещё и простейшие глаза. Все книдарии размножаются половым путём. Многие имеют сложный жизненный цикл с бесполой стадией полипа и половой медузы, у некоторых же цикл лишён одной из стадий.

Большинство книдарий охотится на организмы, варьирующиеся размерами от планктона до животных, в несколько раз больших себя, однако многие получают питательные вещества из эндосимбиоза с водорослями, несколько видов являются паразитами. Многие являются обычной добычей для других животных, таких как морские звезды, морские улитки, рыбы и черепахи. Коралловые рифы, полипы которых богаты эндосимбиотическими водорослями, поддерживают одни из наиболее эффективных экосистем, которые защищают растительность в приливных районах, вдоль береговой линии, от сильных течений и волн. Тогда как среда обитания кораллов ограничена лишь тёплым морским мелководьем, другие книдарии обитают и на глубинах, в полярных морях и, очень немногие, в пресных водах. Некоторые книдарии плавают на поверхности, используя для движения силу ветра.

#### Ископаемые представители

Старейшие ископаемые книдарии были найдены в окаменелостях, датированных около 580 миллионами лет, тогда как первые кораллы датированы более 490 миллионами лет, и уже спустя несколько миллионов лет они получили широкое распространение.

Некоторые организмы эдиакарской биоты ранее интерпретировались как кишечнополостные, но сейчас эта точка зрения не пользуется широкой поддержкой исследователей.

В состав класса сцифоидных типа кишечнополостных включается вымершая группа *Conulariida* (англ.), существовавшая с кембрия по триас и оставившая характерные конические фосфатные окаменелости.

Окаменелости тех кишечнополостных, которые не образуют минеральных структур, крайне редки.

Тип Кишечнополостные делятся на два класса: Коралловые полипы (*Anthozoa*), что означает животные цветы и класс Гидроидные (*Hydrozoa*)

### Класс Коралловые полипы (*Anthozoa*)

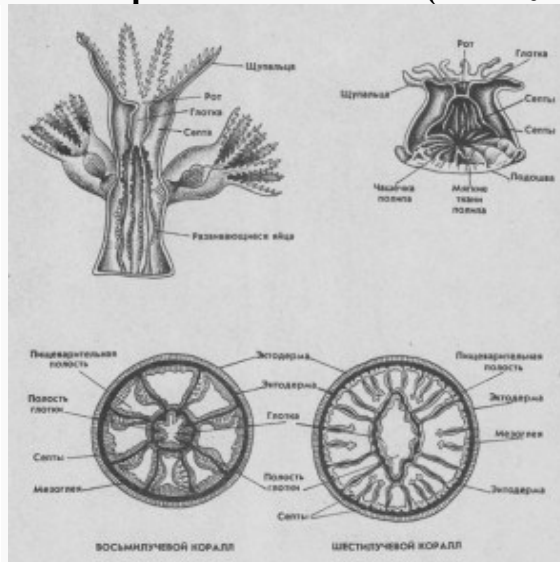


Рис. 12. Строение кораллового полипа

Полип кораллов устроен сложнее, чем гидроидный. Вся сложность объясняется тем, чтобы максимально увеличить всасывающую поверхность гастральной полости. Как и у гидры, ротовое отверстие окружено венцом щупалец, но сам рот сплюснут в узкую щель с двумя отверстиями на краях. В одно отверстие вода поступает внутрь полипа, через другое — выходит. Ток воды создает работа жгутиковых клеток энтодермы. Рот раскрывается лишь для захвата крупной добычи. Края его завернуты внутрь, образуя глотку (рис. 12).

Гастральная полость поделена на камеры радиальными перегородками — септами. Их столько же, сколько у полипа щупалец. Тем самым поверхность энтодермы существенно увеличивается и полип быстрее переваривает добычу.

Коралловые полипы не имеют медузной стадии. Половые продукты у них образуются в перегородках гастральной полости и потом выбрасываются через ротовое отверстие наружу. Личинка (планула), работая ресничками, плавает в толще воды, оседая затем на дно, и превращается в полип. Широко распространено у них почкование, при этом часто возникают огромные колонии, изменяющие лик земного шара.

В систематике коралловых полипов большое значение придают типу симметрии. Представители подкласса восьмилучевых кораллов имеют восьмилучевой тип строения: у них восемь щупалец и восемь перегородок в гастральной полости. Точнее, у всех коралловых полипов имеется и двухлучевой тип симметрии — из-за того, что глотка и рот сплюснуты. Колонии их разнообразны, но чаще имеют вид кустиков или маленьких деревьев.

У многих в мезоглее закладываются известковые иглы, срастающиеся и склеивающиеся роговым веществом в прочный скелет от белого до черного цвета. Наиболее плотен скелет у благородного, или красного, коралла, встречающегося на довольно больших глубинах (30—300



м) в Средиземном море и ближней части Атлантики. Его веточки, слабо-розовые, красные и почти черные, высоко ценятся в качестве украшений. Но это все-таки обычный  $\text{CaCO}_3$  — карбонат кальция, известка, подкрашенная ржавчиной. Гораздо большую пользу приносят добываемые из этих кораллов медицинские препараты — простагландины.

В подклассе шестилучевых кораллов число щупалец и перегородок в гастральной полости равно шести парам или кратно шести. В нем наиболее известны две группы.

Мягкие бесскелетные полипы, не образующие колоний, называются актиниями или морскими анемонами. Это довольно крупные, до 60 см в диаметре, животные, порой ярко раскрашенные. В спокойном состоянии они действительно похожи на цветы, потревоженные сжимаются в плотный ком. Многочисленные щупальца актиний усажены стрекательными клетками. Это опасные хищники, причем хорошо вооруженные. Некоторые раки-отшельники, живущие в раковинах моллюсков, специально сажают на свои раковины сильно жгущихся актиний, а иные крабы таскают их в клешнях, отпугивая врагов (рис. 13).



Рис. 13. Рак-отшельник, носящий актиний на раковине (слева), и краб, держащий их в клешнях

Большинство мадрепоровых кораллов имеют мощный известковый скелет, образуемый не мезоглеей, как у восьмилучевых, а эктодермой. Их колонии разнообразны — кусты, плиты, деревья, шары. Именно эти кораллы слагают коралловые рифы (рис. 92). Рифы эти возникают везде, где морская вода чистая, нормальной солености (солей 35 г/л) и где даже зимой температура не падает ниже  $20^\circ \text{C}$ . Поэтому в наших морях их нет, северные кораллы рифов не образуют.

Их жизнь определяется живущими в них симбиотическими одноклеточными перидиниевыми — зооксантеллами, которые поставляют хозяину не только органику, но и углекислый кальций для скелета (расщепляя бикарбонат кальция на нерастворимый карбонат, углекислый газ и воду). У живых кораллов разнообразные цвета, преобладают желтые, зеленые, бурые, реже красные, но мертвый скелет снежно-белого цвета.

Используя фотосинтез своих симбионтов, коралловые колонии растут быстро — до 30 см в год. В результате общая площадь всех коралловых сооружений в морях и океанах превышает 27 млн. км<sup>2</sup>, а площадь слагаемых ими островов и обнажающихся при отливе рифов больше площади материка Австралии (8 млн. км<sup>2</sup>). Если еще учесть ископаемые рифы, превратившиеся в известняки, значение рифообразующих кораллов станет несомненным.

Класса Кораловых полипов делится на несколько подклассов: Табуляты, Четырехлучевые кораллы, Шестилучевые кораллы и Восьмилучевые кораллы.

### Подклас Табуляты (*Tabulata*)

Табуляты (от лат. доска *Tabulata*) — подкласс или надотряд кораллов (*Anthozoa*), существовавший с ордовика по пермь. Возможно, табуляты появились еще в кембрии, но это пока считается недоказанным, не смотря на наличие образцов. Табуляты — это практически всегда колониальные кораллы, в колониях которых прослеживается шестилучевая симметрия. Как правило, до нас таблитчатые кораллы доходят в виде плотных и прочных колониальных структур, шаровидных или плоских. В основном колонии табулят существовали в тропических и

субтропических водах Тетиса и Панталассы.

Сам коралловый полип, создававший эти коралловые постройки, был мелким (от 0,5 до 20 мм) со средним диаметром около 5мм. Его жизненная активность подчинялась каким-то природным циклам.

Вокруг своего тела полип строил трубку из прочной разновидности карбоната кальция (минерала кальцита). Снизу эта трубочка имела дно, построенное так же как стенка, поэтому дно не имело прикрепления к субстрату, а вся колония табулят оказывалась свободно лежащей на грунте. Надстраивая свою трубку вверх полип время от времени строил горизонтальную перегородку, которая на время становилась опорой для него. Именно за эти перегородки (по латыни *tabulae*) таблитчатые кораллы и получили свое название. Горизонтальная перегородка могла быть полной или неполной, ровной или изогнутой. Ее форма служит одним из вспомогательных классификационных признаков. Поскольку горизонтальные перегородки в достаточной мере увеличивали прочность трубки, в которой жил полип, то ему были не нужны вертикальные перегородки, характерные для ругоз. Эти перегородки, как правило отсутствуют, либо очень малы, либо превращаются в шиповидные выступы на стенках.

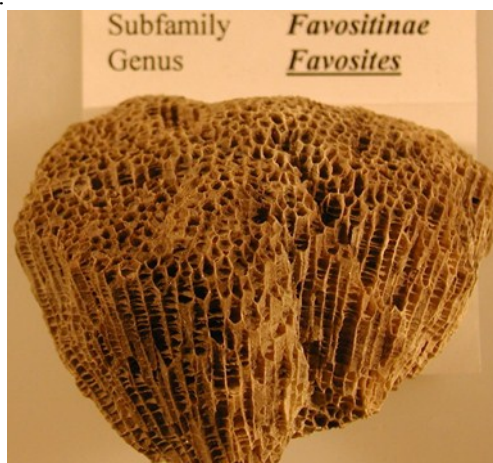


Рис. 14. Палеозойский коралл подкласса *Tabulata*.

На рис. 14 видно типичное для Табулят трубчатое строение колонии. При взгляде сбоку видны горизонтальные перегородки, отличающие этот подкласс кораллов.

Трубки отдельных полипов формировали колонию. Если они срастались плотно, то имели вид чаще правильных, но иногда и неправильных многоугольников. При этом у некоторых табулят между трубками были поры, которые служили для связи между отдельными полипами и для регулирования жизни колонии. Наличие пор между трубками и форма трубок в колонии являются основными классификационными признаками для табулят.

Однако, у некоторых табулят трубки кораллов срастались неплотно, лишь касаясь друг друга. В этих случаях трубки были округлыми или эллиптическими, колония приобретала форму куста, в которой некоторые кораллы росли быстрее других. Ветви в такой колонии формировались из нескольких касающихся друг друга трубок, выстроенных в цепочку (если смотреть на поперечное сечение). Также цепочки трубок могли образовывать кольца, давая начало легкой ячеистой структуре.

При вегетативном размножении кораллов от одной трубки происходило отпочковывание другой. Т.е. происходило либо ветвление кораллов, либо их разрастание в ширину (если колония была плотной).

Массивные колонии табулят могли достигать 2м в диаметре, хотя их обычный размер находится в районе 30 см. Ветвящиеся колонии могли быть намного больше, но они намного хуже сохраняются в ископаемом состоянии.

Табуляты обитали, в основном, на теплых мелководьях палеозойских морей. Им ружно было относительно ровное дно, чтобы закрепиться и основать колонию. В подобных местах они становились важной частью рифовых сообществ. Также они встречались в лагунах позади рифов, и, гораздо реже, перед рифами в более холодных водах. Но осваивать новые пространства дна табуляты были неспособны. Например, они не могли создать, в отличие от современных кораллов, колонию на склонах подводного вулкана.



Рис.15.

Образец одиночного четырехлучевого коралла (*Rugosa*) из первой половины Каменноугольного периода. Видна как характерная форма коралловой постройки, так и особенности ее внутреннего строения. На образце в центре фотографии внутренние перегородки кораллита заметны просто великолепно.

### Подкласс Четырехлучевые кораллы (*Tetracoralla*) или Ругозы (*Rugosa*)

Ругозы (*Rugosa*, *Tetracorallia*) - отряд в классе кораллов (*Anthozoa*), относимый сейчас к подклассу шестилучевых кораллов. Иногда ругозы рассматриваются как отдельных подкласс. Ругозы существовали с раннего Ордовика до конца Пермского периода в теплых тропических и субтропических морях. В теплые периоды, вроде Перми ругозы (рис. 15) обитали и в морях умеренного пояса.

Большинство из известных представителей *Rugosa* являлись одиночными обитателями морского дна. При этом коралловый полип жил внутри *раковины*, похожей на рог полорогих млекопитающих. Раковина коралла была очень прочной, так как она была сложена из кальцита, имела толстые стенки и множество внутренних перегородок. Внешняя поверхность рога имела

множество складок -- продольных, поперечных, неправильных; которые и дали название отряду. Раковины ругоз очень хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Зачастую они оказываются намного прочнее окружающих их осадочных пород и обнаруживаются при их выветривании.

Раковина Ругоз была заякорена в мягком субстрате острым концом вниз, за счет того, что этот конец имел форму лопасти. К тому же нижний конец раковины был изогнут и это повышало ее устойчивость. Но крупная постройка одиночного коралла (а раковина могла иметь размер от сантиметра до метра) не смогла бы стоять вертикально в мягком субстрате, если бы не погружалась в него в том числе за счет поступления новых осадков.

Сам коралловый полип обитал в верхней части своей постройки, в углублении. Точно известно, что имели щупальца с помощью которых ловили добычу и гнали ее ко рту. Однако не известно были ли у них стрекательные клетки, которыми пользуются современные кишечнополостные. Полип мог втягиваться внутрь своей постройки, поскольку она имела полую сердцевину, при этом он мог использовать радиальные перегородки раковины, чтобы поднимать и опускать свое тело.

Хотя среди четырехлучевых кораллов наиболее распространены были одиночные формы, но встречались и колонии, в которых множество трубок отдельных кораллов срастались между собой, образуя ячеистую структуру. Очень часто структура колонии имела четырехлучевую симметрию, из-за которой Ругозы и стали называться четырехлучевыми кораллами. Данная структура возникала из-за особенностей деления коралловых полипов, которые у Ругоз чаще делились на части по 4м направлениям, а не по шести. Но в колониях встречается и шестилучевая симметрия ругоз.

Итак, Ругозы были обитателями морей и океанов, особенно их прибрежных районов. Обитали они как внутри лагун, созданных рифами, так и в открытом море. Они были хищниками, но охотились на микроскопическую добычу и сильно зависели от продуктивности фито- и зоопланктона.

К Пермско-Триасовому вымиранию четырехлучевые кораллы были процветающей группой животных, однако они все вымерли, не оставив потомства. Не сказать, что они проиграли конкуренцию более совершенным существам. Скорее им просто не повезло, когда Пермская катастрофа нанесла сокрушительный удар по рифовым сообществам.

### Подкласс Шестилучевые кораллы (*Hexacorallia*)

Подкласс Шестилучевые (*Hexacorallia*), подкласс коралловых полипов. В ископаемом состоянии известны со среднего ордовика (возможно, раньше). Крупные одиночные или мелкие колониальные полипы. Гастральная полость имеет не менее 12 попарно сближенных первичных перегородок (мезентериев), определяющих шестилучевую симметрию тела. Число щупалец обычно также равно или кратно 6. 5 отрядов: актинии, мадрепоровые кораллы, корковые кораллы (рис. 16), цериантерии, зоантерии.



Рис. 16. Современный коралл

### Класс Гидроидные (*Hydrozoa*)

**Гидро́идные** (лат. *Hydrozoa*) — класс водных беспозвоночных типа стрекающих (*Cnidaria*), чей жизненный цикл включает медузу с характерным признаком — велумом и полипом, что, в отличие от других книдарий, никогда не имеет внутренних перегородок (септ) и выраженной глотки. Разделяют на 6 отрядов: гидроиды (*Hydrida*), лептолиды (*Leptolida*), лимномедузы (*Limnomedusae*), трахимедузы (*Trachymedusae*), наркомедузы (*Narcomedusae*), сифонофоры (*Siphonophorae*). Известно более 2500 видов (рис. 17).

**Жизненный цикл может не иметь стадии полипа или медузы, но обязательно включает личинку-планулу. Образ жизни может быть одиночным (гидра) или колониальным (обилия), в большинстве видов в полиповых стадиях формируются колонии; встречаются колонии, в которых интегрированы одновременно и полипы, и медузы (ряд Сифонофоры).**

**Основным пищевым ресурсом гидроидных является планктон — в частности, мелкие ракообразные. В лабораторных условиях основой питания гидроидов служит, конечно, артемия. Медузы гидроидов являются, в большинстве своем, строгими хищниками, и, в случае питания икрой и личинками рыб могут рассматриваться как вершина пирамиды.**

Рацион полипов более разнообразен, некоторые виды имеют симбиотических одноклеточных водорослей, и питаются исключительно за счет питательных веществ, которые те поставляют при фотосинтезе. Таким образом, эти виды могут считаться функционально фотосинтетическим животными.

некое свои характщупальцариз может быть 4, 8, 16, редко бы края зонтика



Рис. 17. Вид *Olindias formosa*



### Подкласс Строматопороидеи (*Stromatoporoidea*)

**Строматопороидеи** (*Stromatoporoidea*), группа ископаемых беспозвоночных. Систематическое положение Строматопороидей неясно: их условно относят к губкам или кишечно-полостным. Жили с раннего палеозоя до конца мезозоя. Строматопороидеи — колониальные организмы. Скелет известковый, различной формы (от пластинчатой до цилиндрической и сфероидальной) и размера (от нескольких мм до нескольких м в поперечнике), состоит из горизонтальных пластин (ламин) и вертикальных элементов (столбиков), развитых у разных групп С. в неодинаковой степени. Очень характерна система каналов (астрориз), состоящая из одного вертикального и отходящих от него на разных уровнях горизонтальных ветвящихся каналов. Около 70 родов. Обитали в мелководной зоне морей. В силуре — девоне вместе с кораллами принимали участие в образовании коралловых рифов. Имеют значение для стратиграфии силурийских и девонских отложений.

## ЛЕКЦИЯ 4

### Тип Членистоногих (*Arthropoda*)



Рис. 18. Различные виды членистоногих

**Членистоно́гие** (лат. *Arthropoda*, от др.-греч. — сустав и — нога) — тип первичноротых животных, включающий насекомых, ракообразных, паукообразных и многоножек. Членистоногие — самый многочисленный (более I млн. видов) тип царства Животные (рис. 18), далекими предками которого были кольчатые черви. Представители типа заселили не только морские и пресные водоемы, но и наземную поверхность, почву и воздушную среду. К жизни в наземной среде приспособились членистоногие трех классов: Паукообразные, Насекомые и Многоножки. Они являются настоящими наземными животными, широко распространенными в самых различных климатических зонах.

Основная особенность представителей данной группы животных организмов — наличие наружного скелета, образованного частично склеротизованной хитиносодежащей кутикулой, и гетерономно сегментированное тело с парными членистыми конечностями (хотя бы на некоторых стадиях жизненного цикла).

Членистоногие распространены практически повсеместно и всюду играют заметную роль. Насекомые, наряду с млекопитающими и птицами, — доминирующая группа наземных животных. Насчитывается не менее 1,5 млн видов насекомых; предположительно, всего их от 3-10 до 30 миллионов. Паукообразные и многоножки, хоть и не достигли такого разнообразия, как насекомые,

тоже очень широко распространены. Наконец, ракообразные населяют практически все широты и глубины Мирового океана. В некоторых регионах мелкие ракообразные — господствующая группа зоопланктона.

Членистоногие делятся на подтипы Ракообразные (*Crustacea*), Трахейные (*Tracheata*), Хелицеровые (*Chelicerata*), Трилобитообразные (*Trilobitomorpha*)

### Подтип Трилобитообразные (*Trilobitomorpha*) Класс Трилобиты (*Trilobita*)



Рис. 19. Трилобиты

**Трилобиты** (рис. 19) вымерший класс членистоногих, имеющий большое значение для фауны палеозойских образований земного шара. Известно свыше 10 тыс. ископаемых видов и 5 тыс. родов, объединяемых в 150 семейств и 9 отрядов.

#### Морфология

Морфология тела трилобитов полностью соответствует организации типа членистоногих, однако у них есть черты сходства с типом кольчатых червей (в частности, их туловище состояло из множества гомонимных сегментов). Строение тела трилобитов несёт свидетельства приспособленности к придонному образу жизни: мощный панцирь, уплощённость, сложные глаза на верхней стороне тела, расположение рта и ног на брюшной стороне тела. Среди трилобитов некоторые группы питались илом, другие — мелкими беспозвоночными, а некоторые — планктоном. Многие трилобиты, вероятно, были хищниками, несмотря на отсутствие челюстей. Для измельчения пищи им служили видоизменённые придатки на основаниях конечностей (гнатобазы). Встречались свободноплавающие, ползающие, а также роющие животные.

Длина тела трилобитов доходила до 90 см. Тело состояло из цельной головы и сегментированного туловища. Конечности трилобитов мультифункциональные, то есть выполняли сразу несколько функций — двигательную, дыхательную и жевательную. У некоторых трилобитов различимы органы осязания — усики на голове. По одной из версий, предком трилобитов являлась сприггина — организм позднего протерозоя длиной около 3 см. Популярность этой гипотезы сейчас меньше, чем в прошлом; вполне вероятно, что сходство этих организмов чисто поверхностное. Развитие трилобитов происходило с метаморфозом. Сохранились их ископаемые яйца и личинки. Сохранились свидетельства того, что трилобиты последовательно линяли, причём после каждой линьки их туловище увеличивалось на несколько сегментов (рис. 20).

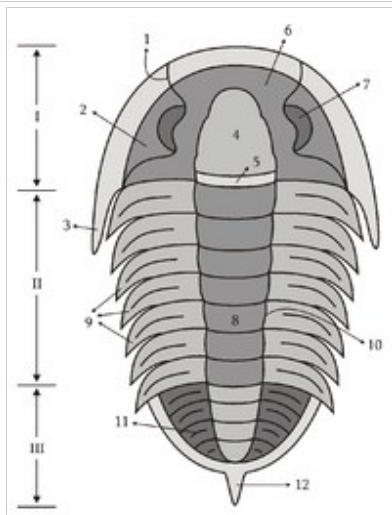


Рис. 20. Строение панциря трилобитов:

- I — головной отдел (щит)  
 II — туловищный отдел (тора́кс)  
 III — хвостовой отдел (пигидий)  
 1 — лицевой шов  
 2 — подвижная щека  
 3 — щёчное остроконечие  
 4 — глабель  
 5 — затылочное кольцо  
 6 — неподвижная щека  
 7 — глаз  
 8 — рахис (осевая часть панциря)  
 9 — плевры (боковые части панциря)  
 10 — спинная борозда  
 11 — хвостовые сегменты  
 12 — шип (тельсон)



Рис. 21. Род *Rusophycus*, ископаемые следы ползания трилобитов

Значительная часть ископаемых находок трилобитов приходится на спинные панцири, которые животные сбрасывали во время линьки, и на которых потому отсутствует подвижная часть щеки. Реже встречаются в окаменелом виде неизвестковые части скелета: конечности (ноги) и щупальца (рис. 21). Помимо окаменелостей, трилобиты оставили многочисленные следы жизнедеятельности, включающие следы покоя (*Rusophycus*) и ползания (*Cruziana* и *Diplichnites*).

Панцирь (покров спинной стороны), признаки которого являются главными систематическими признаками трилобитов, состоит из трёх отделов:

- головной щит с двумя большей частью хорошо развитыми глазами;
- туловище (тора́кс), состоящее из различного числа подвижно соединённых между собою сегментов;
- хвостовой щит (пигидий), отличающийся от туловища тем, что составляющие его сегменты соединены между собою неподвижно.

Кроме того, двумя продольными, почти параллельными спинными бороздками скорлупа подразделяется на три лопасти: среднюю и 2 боковых. От этого подразделения и происходит название «трилобиты» («трёхлопастные»).

Многие трилобиты обладали способностью свертывать своё тело таким образом, что вся нижняя поверхность оказывалась под скорлупой.

Головной щит обыкновенно по своему очертанию приближается к полукругу. Средняя более или менее выдающаяся лопасть головного щита называется глабелью, боковые — щеками; задние углы щёк нередко вытянуты в более или менее длинные щёчные остроконечия. Головной щит редко состоит из одной неразрывной части, обыкновенно же разделяется с помощью особых линий или так наз. швов на несколько отдельных частей, по которым после смерти и при процессах окаменения нередко происходило распадение головного щита. К этим отдельным частям принадлежит и особая пластинка на завороченной части щита, так называемая гипостома (или верхняя губа), служившая, вероятно, прикрытием живота. Туловище распадается на среднюю, или осевую, часть (рахис) и боковые части (плевры), тогда как на хвостовом щите как на продолжении 3 соответствующих частей туловища отличают осевую лопасть и боковые лопасти. Осевые части туловища и хвостового щита в окаменелом состоянии открыты снизу, так как они были прикрыты при жизни тонкой кожей, но у боковых частей сохранился твёрдый заворот, отличающийся обыкновенно особыми украшающими его линиями. Придатки брюшной стороны, открытые в последнее время, состоят: 1) из четырёх пар конечностей над головным щитом по бокам ротового отверстия, состоящих из 6—7 члеников и служивших частью в качестве жевательных органов. Конечные члены задней пары имели вид плавательных лопастей; 2) из парных двуветвистых конечностей, находящихся как под туловищными, так и под хвостовыми сегментами, состоящих из некоторого числа члеников, оканчивающихся коготками. Над наружной ветвью находились ещё особые двуветвистые и спирально свернутые придатки, рассматриваемые как жабры. Впереди ротового отверстия находится ещё пара длинных, тонких членистых антенн, которые открыты пока только у очень немногих трилобитов (*Triarthrus*).

### Органы чувств

Трилобиты обладали фасеточными глазами, которые были посажены на стебельки у тех животных, которые зарывались в ил. Представители отряда Agnostida совершенно лишены глаз, что, по-видимому, связано с жизнью на большой глубине либо в мутной воде. По расположению и количеству призм, глаза трилобитов делятся на три группы:

1. Голохроические, состоящие из большого количества (до 15 тыс.) плотно прижатых друг к другу призматических линз, обычно покрытых общей прозрачной оболочкой;
2. Шизохроические, со зрительной поверхностью, состоящей из округлённых или многоугольных линз (до 700), каждая из которых покрыта оболочкой и отделена от других;
3. Абатохроические, встречающиеся у представителей кембрийского подотряда *Eodiscina* и отличающиеся от шизохроических меньшим количеством (не более 70) и размером линз.

#### Распространение

Число трилобитов достаточно велико, свыше 1700 видов, из которых 252 относятся к кембрийскому периоду, в силурийском периоде: 866 к нижнесилурийской, 482 к верхнесилурийской эпохам, 105 к девонскому и только 15 к каменноугольному периоду; в пермский период переходит только 1 вид.

Работа по классификации трилобитов была для палеонтологов трудной. Оказалось, что нельзя исходить из какого-либо одного признака, а надо учитывать много признаков вместе. Древнейшая группа *Olenidae* преобладает в кембрийском периоде — она характеризуется большим числом сегментов в туловище, преобладанием величины головы над хвостовым щитом (у других трилобитов они обыкновенно равны по величине), малым развитием глаз и лицевого шва, притом способность свертывания ещё мало у них развита. В нижнем силуре особенно заметна группа *Asaphidae*. У них число сегментов туловища постоянно и равно 8, хорошо развитые сложные глаза, поверхность всегда гладкая; семейство *Phacopidae* распространено от нижнего силура до девона. У них постоянное число сегментов 13 и глаза имеют своеобразный вид. В верхнесилурийской системе распространены группы *Proetidae*, *Bronteidae*, *Calymenidae*, которые переходят в девонскую систему; в каменноугольной системе встречаются только представители *Proetidae*. Особенно хорошо сохранившиеся остатки трилобитов находят в провинции Юньнань в Китае (маотяньшаньские сланцы), в провинции Альберта в Канаде (бёрджесские сланцы), в штате Нью-Йорк в США и в земле



Рейнланд-Пфальц в ФРГ (хунсрюкские сланцы). Примерно 250 млн. лет назад резко взлетели среднегодовые температуры (на 10—20 °С выше, чем сейчас), вода нагрелась, уровень кислорода во многих слоях воды упал практически до нуля, и многие древние организмы попросту задохнулись.

### **Подтип Хелицеровые (*Chelicerata*)** **Класс Меростомовые (*Merostomata*)**



Рис. 22. Мечехвосты

**Меростомовые** (лат. *Merostomata*) — класс членистоногих из подтипа хелицеровых (*Chelicerata*). Включает мечехвостов (рис. 22) и ракоскорпионов, представленных преимущественно вымершими представителями: известно лишь четыре современных вида. В отличие от прочих хелицеровых, обладают фасеточными глазами (состоящими из нескольких омматидиев). Ряд исследователей рассматривает меростомовых как парафилитическую группу, полагая ракоскорпионов более близкими к паукообразным и объединяя эти две группы в таксон *Cryptopneustida*.

### **Отряд Ракоскорпионы (*Eurypterida*)**



Рис. 23. Род *Eurypterus*

**Ракоскорпионы**, или **морские скорпионы**, или **эвриптериды** (лат.- *Eurypterida*) — ископаемый отряд членистоногих из класса Меростомовые подтипа (по другой систематике — надкласса) хелицеровых (*Chelicerata*). Отдельные представители достигали 2 метров в длину, однако характерные размеры большинства видов не превышали 20 см. Существовали в течение всего палеозоя 510—248 млн лет назад. Ранние формы обитали на мелководье в морях. Около 325—299 млн лет назад большая часть перешла к жизни в пресной воде.

На примере эволюции ракоскорпионов хорошо прослеживается переход от водного образа жизни к сухопутному.

### **Классификация**

Отряд включает в себя семейство *Pterygotidae*, живших около 470—370 млн лет назад. Они

были членами надсемейства *Pterygotioidea*. В эту группу входили особи, которые считаются крупнейшими членистоногими в истории планеты. Длина тела таких существ достигала двух с половиной метров (рис. 24). Включает в себя ряд родов: *Acutiramus* — которые жили с позднего силура до раннего девона. Исследования 2011 года показали, что данное животное скорее всего было падальщиком или даже вегетарианцем.

К ракоскорпионам относятся крупнейшее известное членистоногое — *Jakelopterus rhenaniae*, жившее примерно 460—255 миллионов лет назад, и имевшее длину в 2,5 метра.



Рис. 24. Модель представителя ракоскорпионов, демонстрируемая в Национальном музее естественной истории в Вашингтон

### Подтип Ракообразные (*Crustacea*)

Преимущественно водные обитатели, населяющие пресные и морские воды. Некоторые группы адаптировались к наземной жизни: сухопутные крабы и раки-отшельники, мокрицы. Большинство представителей способны к самостоятельному передвижению, некоторые ведут сидячий образ жизни — морские жёлуди, или баянусы, которые активно передвигаются только на личиночных стадиях. Ряд таксонов характеризуется паразитическим образом жизни. Описано около 52 000 современных видов. Ракообразным посвящена наука карцинология.

#### Строение

Размеры — от 0.15—0.3 мм (паразитические тантулокариды) до 80 см в длину (размах ног — до 2 метров). Камчатский краб (*Paralithodes camtschatica*) достигает веса 10 кг, а гигантский тасманийский краб (*Pseudocarcinus gigas*) — до 14 кг.



Рис. 25. Кумовой рачок *Diastylis rathkei*

Внешний покров ракообразных — *карапакс* — содержит хитин, а у многих видов также и карбонат кальция, что делает его у крупных десятиногих ракообразных невероятно прочным (рис. 25). Кутикула является внешним скелетом и защищает организм от внешних механических воздействий. У планктонных форм толщина кутикулы небольшая, часто около 1 мкм. По мере роста ракообразные, как и все членистоногие, линяют.

Тело ракообразных состоит из многих *сегментов*, которые группируются в *тагмы*: например, у бокоплавов и некоторых других ракообразных есть три тагмы: голова, *торакс* и *абдомен* (у многих

групп ракообразных тагматизация иная).

Ракообразные отличаются от других членистоногих наличием двух пар головных усиков (так называемые *антенулы* и *антенны*), которые обычно являются органами чувств (иногда также служат для движения — например, антенны ветвистоусых, а у паразитов — для прикрепления к хозяину).

### Класс Остракоды ракушниковые (*Ostracoda*)

**Остракоды ракушниковые** (лат. *Ostracoda*) — класс ракообразных. Мелкие ракообразные с нечленистым телом (рис. 26), в основном сжатым с боков, одетым двустворчатой раковиной, с семью парами придатков (антенн, челюстей и ног), с ногообразными щупальцами верхних челюстей, большими нижними челюстями и нечленистым коротким брюшком.



Рис. 26. Остракоды

Современные представители этого отряда малы (по большей части не более 1-2 мм, лишь немногие до 6 мм), ископаемые (от которых сохранились лишь раковинки, начиная с силурийских отложений) частью значительно крупнее (некоторые до 9 см). Тело их вполне заключено в двустворчатую хитиновую, иногда с отложениями извести, раковину, прозрачную или непрозрачную, поверхность которой в основном покрыта выступами, образующими различные узоры; общая форма раковины в основном чечевицеобразная или почкообразная, передний конец часто толще заднего. На спинной стороне створки раковины, придающие этим животным внешнее сходство с пластинчатожаберными моллюсками (которым и приписывали остатки остракод), соединены эластическим тяжем, обуславливающим раскрытие створок; смыкаются створки, благодаря действию мускулов (аддукторов), прикрепляющихся концами к внутренней стороне створок и идущих в поперечном направлении от одной створки к другой. В спокойном состоянии Остракоды слегка приоткрывают створки и плавают с помощью антенн или ползают с помощью усиков и ног, отталкиваясь притом концом абдомена, по подводным предметам. Потрясенные, они смыкают створки, падают на дно и лежат неподвижно. Обе пары антенн служат органами ползания и плавания; у *Cypridina* первая пара несёт также обонятельные нити. У *Cypris* и *Cythere* антенны 2-й пары ногообразны и оканчиваются сильными крючкообразными щетинками, у *Halocypridae* и *Cypridinidae* они представляют двуветвистые плавательные ножки, придаточная ветвь которых у самцов снабжена крючками для схватывания самок.

Рот снабжен верхней губой, сильными верхними челюстями с ногообразными щупальцами, парой нижних челюстей, иногда (у *Cypridae* и *Cytheridae*) с большой усаженной волосками пластинкой, которая своими колебаниями содействует обмену воды, служащей для дыхания. Из остальных 3 пар придатков две первые имеют то же форму челюстей, то форму ножек, представляя у разных остракод значительное разнообразие; последняя пара всегда имеет строение ножки. Абдомен или оканчивается двураздельным придатком (вилочкой), или усаженной шипами и крючками пластинкой. Центральная нервная система состоит из надглоточного и подглоточного узла и брюшной цепочки, иногда слитой. Органы чувств (кроме упомянутых обонятельных), глаза, именно один средний глаз, состоящий из двух (иногда отдельных) половин (у *Cypris*, *Cythere*), или кроме того 2 сложных парных глаза. Пищеварительный канал состоит из пищевода, переднего желудка, желудка с 2 вдающимися в толщу створок выростами («печёночными мешками») и кишки, оканчивающейся заднепроходным отверстием у основания абдомена. Для дыхания служит вся поверхность тела; жаберных мешков на ногах нет, но на спине у некоторых *Cypridinidae*, у основания

задней пары придатков, есть двойной ряд жаберных мешочков. Сердце у некоторых (*Cypridina*) есть и имеет мешкообразную форму, у других (напр. *Cypris*) органов кровообращения нет. Остракоды раздельнополы и полы более или менее существенно различаются. Самцы обладают более развитыми органами чувств и придатками (на 2-й паре антенн или, как у *Cypris*, на 2-й паре нижних челюстей или, наконец, в виде видоизмененной для этой цели пары конечностей), служащими для схватывания самок. Мужские половые органы парные и состоят с каждой стороны из нескольких мешочков семенной железы, семяпровода и сложного совокупительного органа. У *Cypris* семя замечательно необыкновенной величиной (длиннее самого тела) живчиков. Самки имеют 2 яичника, вдающихся в толщу створок, 2 яйцевода, 2 приемника семени и два наружных половых отверстия при основании абдомена. У *Cypris* наблюдается и партеногенез. в основном остракоды размножаются яйцами. Яйца или откладываются в воду (у *Cypris* прилепляются к водяным растениям), или остаются между створками до выхода из них молодых животных. У *Cypris* развитие происходит довольно сложным метаморфозом; стадия, выходящая из яйца, по числу конечностей соответствует науплиусу, но одета уже тонкой двустворчатой раковиной. У морских остракод развитие упрощено и может происходить и без метаморфоза. Все остракоды живут в воде, частью пресной, частью в морской. Питаются преимущественно животными веществами, особенно трупами водяных животных. Значение их для человека такое же, как и у других низших ракообразных, то есть они служат пищей рыб. Известно более 550 видов современных и около 500 ископаемых; большинство живёт в море, некоторые на глубине до 5,5 км. Особенно распространен род *Cypris*, в основном живущий в пресных водах. Глаз непарный, сердца нет, передние антенны в основном 7-члениковые, с длинными щетинками, задние большей частью 6-члениковые; ног 2 пары, из которых задняя заворочена на спину, членики вилочки узки, длинные, с крючкообразными щетинками на конце; семенные железы и яичники вдаются в толщу створок. Представители рода известны уже в силурийских отложениях. К роду *Cypris* близок род *Notodromus*: отдельные глаза, отсутствие жаберного придатка на 2-й паре нижних челюстей; сюда *N. monachus* Lillj — длиной 1 мм, высотой 0,8, бледно-зеленоватого или белого цвета, с большими неправильными пятнами от оливково-зелёного до чёрного цвета; встречается летом и осенью, обыкновенная форма в пресных водах.

## ЛЕКЦИЯ 5

### Тип Мшанки (*Bryozoa*)

**Мшанки** (лат. *Ectoprocta*, или *Bryozoa*) — тип беспозвоночных животных. Водные, преимущественно морские, сидячие колониальные животные. Размеры отдельных особей не превышают 1—3 мм, при этом стелющиеся колонии мшанок могут занимать площадь более 1 м<sup>2</sup>. Колонии имеют множество форм: одни обрастают доступные поверхности (камни, раковины, водоросли) в виде корочек и комков; другие имеют веерообразный, древовидный или кустикообразный вид. Как следует из названия, колонии некоторых мшанок внешне похожи на моховой покров; другие можно спутать с гидроидными и коралловыми полипами или водорослями.

#### Строение

Колония мшанок состоит из большого числа микроскопических особей (зооидов), каждый из которых заключён в известковую, хитиноидную или студенистую ячейку (*зооеций, цистид*). Через отверстие зооеция выдвигается передняя часть тела зооида (*полипид*), несущая ротовое отверстие с венчиком реснитчатых щупалец (*лофофором*). Движение ресничек на щупальцах создаёт ток воды (рис. 27), который приносит ко рту мшанки пищу — мелкий планктон и детрит.





Рис. 27. Мшанки

В связи с сидячим образом жизни внутреннее строение у мшанок упрощено. Тело несегментированное; пищеварительный тракт U-образный. Анальное отверстие расположено на спинной стороне, неподалеку от рта, но вне лофофора, отсюда научное название типа — «Ectoprocta» (от греч. *Ektos* — снаружи, *proktos* — анальное отверстие). Кровеносной, дыхательной и выделительной систем нет. Дыхание осуществляется через поверхность тела, особенно через щупальца. Функции крови выполняет жидкость целома. Выделение идёт через кишечник. Нервная система состоит из одного *ганглия* и отходящих от него нервов.

В колониях мшанок зачастую наблюдается полиморфизм, то есть дифференциация особей по строению и функциям. Особи, кормящие остальную колонию, носят название *автозооидов*. Различают также *авикулярий* (благодаря клювоподобным выростам они защищают колонию, отпугивая хищников), *вибракулярий* (очистка колонии), *кенозооидов* (укрепление колонии), *гонозооидов* (производят яйца и сперму). Наиболее интегрированные колонии по сути напоминают единый организм.

### Размножение

Большинство мшанок — гермафродиты. Размножение возможно половое и бесполое. Некоторые виды вымётывают яйца и сперму в воду, где и происходит оплодотворение; однако большинство мшанок вынашивает яйца в зооэциях или в особых выводковых камерах — *овицеллах*, для оплодотворения захватывая щупальцами свободно плавающую сперму. Развившаяся личинка покидает выводковую камеру. Личинки — трохофорообразные, снабжены венчиком ресничек, некоторые (*цифонаутес*) — и двустворчатой раковиной. Личинка прикрепляется к какому-либо предмету и, претерпев метаморфоз, образует первую особь — *анцеструлу*, от которой отпочковывается новая колония.

Увеличение колонии происходит преимущественно за счёт почкования. Пресноводные виды образуют также внутренние почки, защищенные прочной оболочкой, — *статобласты*. Если колония гибнет из-за высыхания или замерзания, статобласты выживают и дают начало новым особям.

### Образ жизни

Мшанки широко распространены в пресных водоёмах и морях (рис. 28), где встречаются от полосы прилива до глубины 200—300 м (редко до 8200 м). Подавляющее большинство видов — колониальные и сидячие; некоторые колонии способны передвигаться, а вид *Monobryozoon ambulans* вообще не образует колоний. Колонии мшанок можно обнаружить на песке, камнях, раковинах, водорослях и даже на рыбах; некоторыми (их более 125 видов) обрастают днища кораблей. Те мшанки, у которых стенки колонии пропитаны кальцием, принимают участие в образовании рифов. Питаются мшанки микроорганизмами, включая диатомовые водоросли; в свою очередь служат

кормом для морских ежей и рыб.

Мшанки делятся на 3 класса: класс Голоротые (*Gymnolaemata*), класс Покрыторотые (*Phylactolaema*), класс Узкоротые (*Stenolaemata*).



Рис. 28. Ископаемые мшанки *Evactinopora radiata*.

### Класс Голоротые (*Gymnolaemata*)

Преимущественно морские формы с цилиндрическими или коробчатыми зооидами. Эпистома нет. Лофофор круговой, полипид выдвигается за счёт сокращения стенок тела. Для колоний характерен полиморфизм.

### Класс Покрыторотые (*Phylactolaema*)

Исключительно пресноводные формы с хитиноидными или студенистыми зооэциями. Лофофоры подковоподобные, над ротовым отверстием нависает губа (*эпистом*). Полиморфизмом не обладают; образуют статобласты. Древнейшие остатки мшанок известны из нижнего ордовика. Всего насчитывают порядка 15 000 вымерших видов. Наибольшего разнообразия мшанки достигали в палеозое. Большинство палеозойских колоний мшанок были массивные и тяжеловесные; иногда они строили настоящие мшанковые рифы. На рубеже пермского и триасового периодов мшанки почти полностью вымерли. Из уцелевших развилась новая, мезо-кайнозойская группа мшанок.

### Тип Брахиоподы (*Brachiopoda*)

**Плеченогие**, или **брахиоподы** (*Brachiopoda*, от др.-греч.—плечо,—нога)— тип морских беспозвоночных животных.

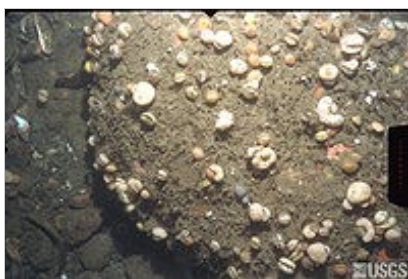


Рис. 29. Брахиоподы на камне



Рис. 30. Брахиподы на морском дне

**Плеченогие** — небольшие одиночные животные, ведущие как правило сидячий образ жизни (рис. 29, 30). Встречаются на морских мелководьях, часто в холодных водах. Тело со спинной и брюшной сторон покрыто двустворчатой известковой раковиной, из-за чего плеченогие внешне напоминают двустворчатых моллюсков. Размеры раковины обычно составляют несколько сантиметров крупнейшими раковинами, достигавшими размера около 40 см, обладали представители палеозойского рода *Gigantoproductus*. Из современных представителей подтипа самые крупные относятся к виду *Magellania venosa*, длина их раковин достигает 8,4 см. Окраска желтоватая, розоватая или серая; у некоторых видов чёрная, оранжевая или красная. Наружная поверхность раковины бывает гладкой, ребристой или складчатой; у некоторых ископаемых видов (продуктиды) имелись иглы и шипы.

Створки у раковин плеченогих асимметричные. При этом брюшная створка больше, чем

спинная, и обычно выпуклая; спинная бывает плоской и даже вогнутой. Задние края створок соединяются особыми выростами (*замком*) или мышцами. Для прикрепления к грунту плеченогим служит *стебелёк*, или ножка; те формы, у которых ножка отсутствует, либо зарываются в грунт, либо прирастают к субстрату брюшной створкой. Тело плеченогих расположено в задней части раковины; передняя часть выстлана мантией и занята парой длинных спиральных выростов тела — «руками». Руки многих плеченогих имеют внутренний скелет — *ручной аппарат*. Вместе с мшанками и форонидами плеченогие относятся к животным, имеющим т. н. *лофофор*, — руки у них усажены щупальцами с мерцательными ресничками, которые создают постоянный приток воды в мантийную полость, доставляя пищевые частицы (фитопланктон) и кислород. Рот лежит у основания рук, пищеварительная система сквозная или слепая, без ануса. Имеются целом, метанефридии, сердце с кровеносными сосудами, окологлоточное нервное кольцо и нервы.

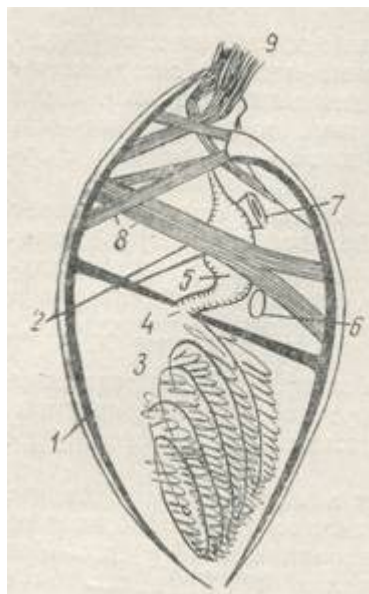


Рис. 31. Схема строения брахиопод: 1 – мантия, 2 – перегородка, 3 – руки, 4 – рот, 5 – пищеварительный канал, 6 – сердце, 7 – почка, 8 – мускулы, отмыкающие и замыкающие раковину, 9 – ножка

### Размножение и развитие

Плеченогие обычно раздельнополы; оплодотворение внешнее, изредка имеются выводковые камеры. Развитие с метаморфозом: свободно плавающая личинка прикрепляется к субстрату и превращается в молодую особь.

### Образ жизни

Плеченогие питаются мелкими планктонными организмами и частицами детрита, взвешенными в воде.

Питание осуществляется путём фильтрации. Створки раковины в процессе питания приоткрыты. Сомкнутые друг с другом щупальца лофофора делят мантийную полость на две части: в одну из этих частей вода поступает из внешней среды, затем проходит сквозь лофофор и профильтрованная выходит из второй части мантийной полости. Входящий и исходящий ток воды создаются колебательными движениями ресничек на щупальцах лофофора. По желобку лофофора пищевые частицы попадают в рот.



Рис. 32. *Mucrospirifer tedfordensis*



Рис. 33. *Hercosestria cribrosa*

### Эволюция

Плеченогие известны с раннего кембрия; наибольшего расцвета достигли в девоне. На рубеже раннего и позднего палеозоя часть отрядов вымерла; в каменноугольном и пермском периодах господствовали отряды продуктид (*Productida*) и спириферид (*Spiriferida*). После пермского-триасового вымирания сохранились 4 отряда, дожившие до наших дней. Есть предположение, что медленное сокращение числа плеченогих в последние 100 млн. — прямой результат увеличения числа двустворчатых моллюсков, которые вытеснили плеченогих из привычных мест их обитания. Плеченогие, благодаря богатству остатков и хорошей их сохранности, — ценные индексные ископаемые для установления геологического возраста содержащих их пластов и физико-географической обстановки, существовавших когда-то в данной местности.

Существует 280 современных видов; ископаемых видов насчитывают до 30 000. Всего в России — 17 современных видов. Тип плеченогих традиционно делится на два класса: класс Беззамковые (*Inarticulata*) и класс Замковые (*Articulata*).

#### Класс Беззамковые (*Inarticulata*)

К беззамковым относятся самые древние, наиболее примитивные брахиоподы. Раковина у них рогово-известковая или известковая. Для них характерно отсутствие замочного аппарата, ручных поддержек и отверстия для выхода ножки. Створки смещались относительно друг друга, и ножка проходила между ними. Это лишало возможности плотно сочленять створки и грозило опасностью: внутрь раковины могли попасть посторонние предметы, и это было небезопасно в смысле защиты от врагов.

#### Класс Замковые (*Articulata*)

Замковые брахиоподы — более совершенные. Раковина у них известковая. Состоит из двух неравных створок. В каждой створке имеется макушка. Есть замочный аппарат, отверстие для выхода ножки. Среди них различают представителей без ручного аппарата и с ручным аппаратом. Широкое распространение получили в палеозойскую эру.

Замковые брахиоподы делятся на несколько отрядов.

#### Тип Кольчатые черви (*Annelida*)

Кольчатые черви или аннелиды (лат. *Annelida*, от *annelus* — колечко) — тип беспозвоночных из группы первичноротых (*Protostomia*). Включают многощетинковых и малощетинковых червей, пиявок и мизостомид. Тип насчитывает около 18 тысяч видов, обитающих в морских и пресных водах и в толще почвы. Некоторые виды пиявок перешли к наземному образу жизни в тропическом лесу. Одни из наиболее известных представителей — дождевые чери (рис. 34).

#### Общее строение

Размеры от 0,25 мм (у представителей рода *Neotenotrocha*) до 6 м (род *Eunice*). Тело кольчатое, с числом сегментов от нескольких десятков до нескольких сотен. Кожно-мускульный мешок состоит из несбрасываемой кутикулы, кожного эпителия, продольных и кольцевых мышц. Вторым, после сегментации, характерным признаком кольчатых червей является наличие на их теле хитиновых щетинок, вырастающих из кутикулы. На каждом сегменте могут быть примитивные конечности (параподии) — боковые выросты, снабжённые щетинками и иногда жабрами. Передвижение



осуществляется за счет сокращения мускулатуры у одних видов и движений параподий у других.



Рис. 34. Дождевой червь

Вторичная полость тела (целом) заполнена целомической жидкостью, которая выполняет роль внутренней среды организма. В целом поддерживается относительно постоянный биохимический режим и осуществляются многие функции организма (транспортная, выделительная, половая, опорно-двигательная). Целом у них поделен перегородками на сегменты, которым соответствует наружная кольчатость; отсюда название типа — «кольчатые черви». С сегментацией тела связана метамерия (сегментация) внутренних органов — нервной, выделительной и кровеносной систем. Благодаря перегородкам, аннелида при повреждении теряет содержимое только нескольких сегментов тела. Целом отсутствует или упрощён у некоторых пиявок и архианнелид.

Пищеварительный тракт сквозной. Кишечник состоит из трёх функционально различных отделов: передней, средней и задней кишки. У некоторых видов имеются слюнные железы. Передний и задний отделы — эктодермальные, а средний отдел пищеварительной системы — энтодермального происхождения.

У большинства видов кровеносная система замкнутая, основу её составляют спинной и брюшной сосуды, соединённые кольцевыми сосудами, которые напоминают артерии и вены. Сердца нет, его роль выполняют участки спинного и циркулярных сосудов, содержащие сократительные элементы. В зависимости от типа дыхательных пигментов кровь у одних аннелид красная, а у других — бесцветная или зелёная. Дыхание кожное, у морских видов — с помощью жабр на параподиях. Органы выделения — парные метанефридии в каждом сегменте. Нервная система складывается из крупного ганглия — головного мозга, от которого отходит брюшная нервная цепочка. В каждом сегменте имеется свой нервный узел. Органы чувств наиболее развиты у многощетинковых червей и представлены: на голове — глазами, органами осязания и химического чувства; на теле — чувствительными клетками.

У некоторых вымерших видов кольчатых червей на спине располагалось четыре ряда известковых пластинок. Это подтверждает точку зрения об эволюционном родстве кольчатых червей, брахиопод и моллюсков.

### **Размножение и развитие**

Кольчатые черви раздельнополы, у некоторых (дождевых червей, пиявок) вторично развится гермафродитизм. Оплодотворение может происходить как во внешней среде, так и в организме. Развитие у многощетинковых червей происходит с личинкой — трохофорой, у остальных — прямое.

Для червей с сегментированным целомом (то есть для олигохет, полихет, но не пиявок) характерна высокая способность к регенерации и, соответственно, вегетативное (бесполое) размножение. Так, у некоторых видов (например у аулофоруса) в особо благоприятных условиях (при одномоментном большом количестве пищи) на сегментах живущих на пищевом субстрате особей образуется множество дополнительных ротовых отверстий, по которым впоследствии происходит отделение новых особей, представляющих собой дочерние клоны.



Рис. 35. Кольчатые черви, погонофоры

#### **Образ жизни**

Живут по всему миру (рис. 35), в море, в пресной воде и на суше. Встречаются виды — эктопаразиты и мутуалисты. Некоторые аннелиды — кровососущие, есть активные и пассивные хищники, падальщики и фильтраторы. Однако наибольшее экологическое значение имеют аннелиды, перерабатывающие почву; к ним относятся многие малощетинковые черви и даже пиявки. В почве может обитать от 50 до 500 червей на м<sup>2</sup>, которые рыхлят и аэрируют почву.

Особенно многообразны морские формы, которые встречаются на разных глубинах вплоть до предельных (до 10—11 км) и во всех широтах Мирового океана. Они играют существенную роль в морских биоценозах и обладают высокой плотностью поселений: до 500—600 тыс. на 1 м<sup>2</sup> поверхности дна. Занимают важное положение в трофических цепях морских экосистем.

## **ЛЕКЦИЯ 6**

### **Тип Моллюски (*Molluska*)**

Моллюски (мягкотелые) - вторичнополостные животные с несегментированным телом, обычно заключенным в раковину. Тело состоит из трех отделов: головы, туловища и ноги. Для моллюсков характерна мантия - складка кожи с многочисленными и разнообразными железами, выделяющими секреты, идущие на построение раковины. Между мантией и телом находится мантийная полость, в которой расположены органы дыхания - жабры у водных и легкие у наземных видов. Покровы моллюсков тонкие, мягкие, богатые слизистыми железами. Кровеносная система незамкнутая. Центральная нервная система образована обычно нервными узлами, соединенными комиссурами. Моллюски, как и кольчатые черви, членистоногие, иглокожие и хордовые, относятся к группе высших вторичнополостных животных. Это доказывается наличием у них целома, кровеносной системы, метанефридиальных органов выделения, ганглиозной нервной системы. От других вторичнополостных животных они отличаются отсутствием сегментации тела. Сходство начальных стадий дробления яиц, наличие ряда общих черт строения личинок и отмеченных выше особенностей взрослых животных сближают моллюсков с кольчатыми червями. Возможно, что эти две группы животных произошли от общих предков.

Известно более 100 тыс. видов моллюсков. Они встречаются в морях, пресных водоемах и на суше. Тип Моллюска делится на десять классов.

#### **Класс Брюхоногие моллюски (*Gastropoda*)**

К этому классу относятся такие всем хорошо известные моллюски (рис. 36), как виноградная улитка, слизни, прудовик, ампулярия, рапан и др. Осветим некоторые общие вопросы, связанные с организацией и образом жизни этих животных. Тело брюхоногих, как правило, асимметрично, т. е. вдоль тела нельзя провести ось симметрии, которая бы “рассекла” его на две равные части.

Асимметричность особенно четко видна на анатомическом уровне. Например, первично парные органы предков у брюхоногих представлены в единственном числе (например, всего лишь одна половая железа, одна почка, одно предсердие и т. д.). Тело обычно состоит из головы, ноги, внутренностного мешка, мантии, образующей мантийную полость, и раковины. Раковина, как правило, хорошо развита, спирально закручена (в подавляющем большинстве случаев вправо), но иногда может быть частично или полностью редуцирована (например, у слизней). Внутренностный

мешок полностью скрыт в раковине, а из ее устья выступают только нога и голова. Раковина формируется при участии мантии и представляет собой известковое образование.

Различают три основных слоя раковины:

- наружный (образован особыми белковыми веществами)
- средний — фарфоровый, или призматический (образован известью);
- внутренний — перламутровый (также известковый, однако расположение кристаллов здесь несколько иное, чем в среднем слое).



Рис. 36. Брюхоногий моллюск

Нога обычно очень хорошо развита, мускулистая, с широкой подошвой, которая обильно увлажнена слизью, выделяемой кожными железами. Благодаря такому устройству ноги, брюхоногие могут передвигаться даже по совершенно гладким поверхностям. Голова обособлена и несет две пары щупалец. Верхние, более длинные, являются органами зрения, так как заканчиваются глазами, а нижние, более короткие, представляют собой органы осязания. Ротовое отверстие также располагается на голове. Между стенкой внутренностного мешка и мантией находится мантийная полость, где располагается анальное отверстие, выводное отверстие почки, протоки половых желез, находятся жабры (у жабродышащих) или легкие (у легочных). Мантийная полость открывается дыхательным отверстием. У некоторых брюхоногих на верхней стороне ноги имеется крышечка. В случае опасности животное прячет в раковине голову и ногу, при втягивании последней крышечка закрывает устье раковины.

Нервная система может быть либо стволового типа (у низших форм) — состоит из нервных тяжей, равномерно расположенных нервных клеток, либо узлового типа — представлена рядом узлов, в которых концентрируется основная масса нервных клеток, соединенных тяжами нервных волокон (комиссурами и коннективами).

Пищеварительная система представлена ротовой полостью, глоткой, пищеводом, средним и задним отделами кишечника, печенью и другими железами. В глотке моллюсков имеется терка (радула), усаженная множеством зубцов. У брюхоногих это образование хорошо развито. Помимо радулы у брюхоногих имеется челюсть (например, у виноградной улитки). В глотку открывается пара протоков слюнных желез. Задняя часть пищевода расширяется и образует зоб. Средняя часть кишечника представлена желудком и собственно средней кишкой, которая образует V-образный изгиб. В среднюю кишку открываются печеночные протоки, а собственно тело железы (печени) окружает со всех сторон желудок и занимает все верхние обороты раковины, повторяя их форму. Появление пищеварительных желез, в особенности печени, рассматривают как один из важнейших ароморфозов в эволюции животного царства. Ферменты, выделяемые этими железами, способствуют более полному усвоению пищи, что дает большое преимущество в борьбе за существование по сравнению с другими низшими формами, не имеющими специализированных пищеварительных желез. Задняя кишка оканчивается анальным отверстием, открывающимся на передней части тела в мантийную полость.

Кровеносная система не замкнута и состоит обычно из двухкамерного (вследствие вторичной редукции одного предсердия) сердца и сосудов: 1) приносящих кровь в сердце — вен; 2) артерий, по которым кровь движется от сердца ко всем органам тела; 3) капилляров.

Дыхательная система может быть представлена либо жабрами (так называемыми ктенидиями), по строению напоминающими гребни, либо легкими, представляющими собой пронизанный кровеносными сосудами участок мантии в мантийной полости. При этом, вследствие

асимметричности тела, брюхоногие имеют всего лишь одну жабру или легкое. Кислород из мантийной полости просто диффундирует через стенки сосудов в кровяное русло, а углекислый газ, аммиак и другие продукты обмена, наоборот, в мантийную полость, сообщающуюся с внешним миром посредством дыхательного отверстия. У некоторых водных моллюсков, дышащих атмосферным воздухом (имеющих легкие), часть мантии с дыхательным отверстием может вытягиваться в длину, при этом образуется дыхательная трубка, выступающая над поверхностью воды. С ее помощью находящийся в воде моллюск дышит атмосферным воздухом. Это явление наблюдается, например, у южноамериканского моллюска ампулярии.

Целом представлен полостью околосердечной сумки (перикард) и полостями половых желез. Выделение продуктов жизнедеятельности осуществляются почкой (это также непарный орган). С одного конца почка открывается воронковидным отверстием со множеством ресничек (подобно нефростому протонефридиев (см. выше) в перикардную полость, а с другого — выводным отверстием в мантийную полость рядом с анальным отверстием. При этом сам канал почки тесно переплетен с сосудами кровеносной системы, из которых в него диффундируют продукты метаболизма. Половая система может иметь сложную организацию. Среди брюхоногих встречаются как гермафродиты, так и раздельнополые животные. У гермафродитных форм, к которым относятся наземные моллюски, половая система представлена гермафродитной железой, от которой отходит гермафродитный проток, разделяющийся на яйцевод и семяпровод. В ней образуются как сперматозоиды, так и яйцеклетки. Яйцевод в средней части расширяется, туда впадает проток белковой железы. Затем он переходит в матку, куда открываются протоки семяприемника и пальцевидных желез, выделяющих скорлупу яйца. Мужская часть половой системы представлена семяпроводом, впадающим в совокупительный орган. И совокупительный орган, и матка, переходящая во влагалище, открываются в особую полость — половую клоаку. У наземных гермафродитных брюхоногих (виноградной улитки) имеется и так называемый “мешок любовных стрел”. Оплодотворение у гермафродитных форм перекрестное. Во время спаривания партнеры выстреливают друг в друга известковыми иголочками, образовавшимися в “мешке любовных стрел”, что, по-видимому, возбуждает их половое чувство. Образовавшиеся после оплодотворения яйца (у наземных форм защищенные плотными покровами — скорлупой), из которых затем выводятся вполне развитые молодые моллюски, животные откладывают на различные субстраты. У водных брюхоногих из яйца выходит личинка — велигер, которая в дальнейшем превращается (метаморфоз) во взрослое животное.

### Класс Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*)



Рис. 37. Двустворчатый моллюск

К двустворчатым моллюскам принадлежат беззубка, перловица, различные гребешки, мидии, устрицы, а также гигантские тридакны, достигающие 1,4 м длины и общего веса 200 кг. Все двустворчатые моллюски — это исключительно водные (рис. 37), высоко специализированные формы, отличающиеся по ряду признаков от брюхоногих моллюсков. Раковина у них двустворчатая, при этом створки лежат по бокам тела. Это билатерально-симметричные животные, то есть ось симметрии, проведенная вдоль тела, делит его на две зеркально одинаковые половины. Билатеральность выражена как на внешнем, так и на внутреннем (наличие парных органов и образований) уровнях.

У этих животных отсутствует голова, нога хорошо развита и не имеет подошвы. Складки мантии срастаются, мантийная полость открывается двумя сифонами: вводным и выводным. Нервная система представлена тремя парами узлов, органы чувств развиты слабо.



Пищеварительная система состоит из пищевода, открывающегося ротовым отверстием (глотка не выражена, а радула и челюсти отсутствуют, т. к. эти моллюски питаются, в основном отфильтровывая частицы пищи из воды) и желудка, окруженного печенью. От желудка отходит кишка, заканчивающаяся анальным отверстием на заднем конце тела у выводящего сифона.

Кровеносная система не замкнута. Она состоит из трехкамерного сердца (2 предсердия + 1 желудочек), артерий, вен и капилляров. Дыхательная система представлена парными жабрами, помещающимися в мантийной полости. Целом (так же как и у брюхоногих), представлен полостью перикарда и половых желез. Почки у двустворчатых парные. Эти животные раздельнополы, половые железы парные, и их протоки открываются в мантийную полость. Развитие происходит с метаморфозом. Личинки (глохидии) паразитируют на жабрах и коже рыб. По этой причине размножающиеся двустворчатые приносят вред рыбным хозяйствам.

Взрослые животные выполняют роль санитаров, отфильтровывая большое количество воды, и могут использоваться в системе мероприятий по биологической очистке водоемов от органических загрязнений.

Двустворчатые моллюски распространены во всех морях Мирового океана. Однако число их видов может изменяться в зависимости от географической широты и гидрографических особенностей моря. Так, если в Арктическом бассейне в целом насчитывается около 70 видов двустворчатых, то в морях сибирского побережья число их обычно не превышает 30-35. В Чукотском море число видов двустворчатых увеличивается до 40-50, в Беринговом - до 60-65. Еще более видовое разнообразие возрастает к югу. В Охотском море величина его составляет около 80-90, в северной части Японского - 120-130, а в южной - около 200. В Желтом и Восточно-Китайском морях обитает 220-240 видов. В Южно-Китайском море, включая тихоокеанское побережье Филиппинских островов, разнообразие двустворчатых моллюсков превышает 300 видов.

Побережье Приморья по видовому разнообразию двустворчатых делится на два района - северный и южный. Границу между ними можно провести в районе мыса Поворотный. В северном районе, омываемом холодным Приморским течением, видовое разнообразие в среднем обычно не превышает 70-75, увеличиваясь в заливах и понижаясь на открытых участках побережья. В южном районе, число видов, по сравнению с северным, резко возрастает до 110-120. Одна из причин этого - высокая изрезанность береговой линии. Мелководные бухты и глубоко вдающиеся в берег заливы позволяют существовать здесь видам разного зоогеографического происхождения - местным, или низкобореальным, населяющим как открытые участки шельфа, так и заливы, холодноводным, или высокобореальным и арктическим, обитающим в основном на открытых участках шельфа, и тепловодным, или субтропическим, которые встречаются в наиболее прогреваемых участках заливов и для которых залив Петра Великого является рефугиумом.

## ЛЕКЦИЯ 7

### Класс Головоногие моллюски (*Cephalopoda*)

Головоногие, или цефалоподы (лат. *Cephalopoda*, от др. греч. голова и др.-греч. нога) — класс моллюсков, характеризующийся двусторонней симметрией и 8, 10 или большим количеством щупалец вокруг головы, развившихся из «ноги» моллюсков. Головоногие стали доминирующей группой моллюсков во время ордовикского периода и были представлены примитивными наутилоидами. В наше время известно 2 современных подкласса: *Coleoidea*, который включает в себя осьминогов, кальмаров, каракатиц; и *Nautiloidea*, представленные наутилусами (*Nautilus*) и *Allonautilus*. У представителей подкласса *Coleoidea*, или «двужаберные», раковина редуцирована, либо полностью отсутствует, тогда как у представителей *Nautiloidea* внешняя раковина остается. Головоногие имеют наиболее совершенную из беспозвоночных кровеносную систему и наиболее развитую нервную систему. Описано приблизительно 800 современных видов (ископаемых видов насчитывают около 11 тыс.), в России — 70 видов. Самые известные из вымерших групп — *Ammonoidea* (аммониты) и *Belemnoidea* (белемниты), а из современных — кальмары, каракатицы и осьминоги (рис. 38).

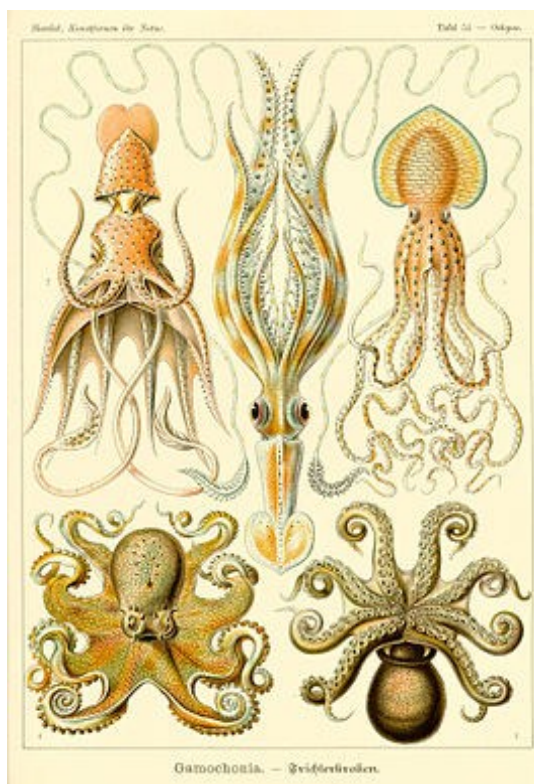


Рис. 38. Головоногие моллюски

### Подкласс Аммониты (Ammonoidea)

Аммониты - вымершие головоногие моллюски, обладавшие очень красивыми наружными раковинами. Чаще всего словом «аммониты» обозначают всех представителей подкласса аммоноидей (Ammonoidea) из класса головоногих моллюсков (Cephalopoda). В этот подкласс входят 6 отрядов - Anarcestida, Ammonitida, Ceratitida, Clymeniida, Goniatitida, Prolecanitida. Первые аммониты, если говорить о подклассе в целом, появились в девонском периоде. Это были представители отряда Goniatitida, а в позднем девоне, кроме гониатитид, существовали также отряды Anarcestida, Clymeniida и Prolecanitida.

Как и все головоногие, аммониты были стеногалинными животными – то есть они жили только в морях с нормальной соленостью, никогда не заходя в пресные водоемы и устья рек. Большинство аммонитов обладали спирально-закрученной раковиной, хотя среди них неоднократно появлялись так называемые гетероморфы – аммониты с развернутыми, закрученными в клубок, прямыми как палка или крючковидными раковинами.

Раньше аммонитов сближали с наутилусами, так как и у тех и у других есть внешняя раковина. Но все последние исследования свидетельствуют о том, что аммониты были значительно ближе к современным осьминогам, кальмарам и вымершим белемнитам, чем к наутилусам. К сожалению, до сих пор неизвестно ни одного отпечатка тела аммонита. Тем не менее, исследователи полагают, что у них было 10 щупалец и хорошо развитые, значительно более сложные чем у наутилуса глаза.

Раковина у аммонитов была разделена на отдельные камеры, в передней, самой большой (она называется жилой камерой) располагался сам моллюск. Все камеры были соединены с телом аммонита сифоном – специальной трубкой, проходящей через отверстия в стенках камер. Благодаря сифону аммониты, как и наутилусы, могли регулировать плавучесть раковины. Но сифон аммонит по своему строению и скорости работы был ближе к сифону современных колеоидей - каракатиц и спирул, чем к сифону наутилусов.

Между раковинами аммонитов и наутилусов существует ряд различий, позволяющих безошибочно различать их в ископаемом состоянии. У наутилусов перегородки между камерами гладкие, а сифон располагается приблизительно в центре перегородки (он может быть сдвинут вверх или вниз, но все-таки несколько отстоит от края раковины). У аммонитов перегородки неровные, гофрированные, а сифон чаще всего проходит у самой стенки (обычно у внешней стенки) раковины.

Кроме того, аммониты и наутилусы существенно отличались по принципу размножения.

Если наутилусы, как современные, так и ископаемые, откладывали немногочисленные крупные яйца (1-2 см в длину), то аммониты брали количеством – яиц у них было очень много, но размер их составлял 1-2 мм. В итоге маленький наутилус некоторое время фактически жил в яйце на всем готовом – на имеющихся там запасах, и выходил в воду уже довольно крупным, со сформировавшейся раковиной. А аммонит рождался из яйца совсем крохотным (такой детеныш назывался аммонителлой) и был вынужден первое время питаться исключительно планктоном. А ведь ему нужно было строить раковину, значит, планктон, который приходилось добывать аммонителле, должен был содержать много кальция. Многие палеонтологи предполагают, именно это и сгубило аммонитов, когда на рубеже мела и палеогена из-за каких-то причин вымер известковый планктон, вымерли и аммониты, которым нечего стало есть. Аммониты были хищниками и, скорее всего, охотились на любую добычу, которую могли поймать. Хотя, на самом деле о том, что ели аммониты, информации у палеонтологов не так уж много. Судя по разнообразию форм раковин аммонитов, которые даже у "классических" спиральных аммонитов изменялись в диапазоне от дисковидных до почти шарообразных, аммониты жили на разной глубине, плавали с разной скоростью и занимали различные экологические ниши. Многие палеонтологи считают, что до массового расцвета костистых рыб именно аммониты занимали большую часть тех экологических ниш, которые сейчас заняты рыбами.

Гетероморфные аммониты питались, скорее всего, планктоном, который могли ловить при помощи своеобразных слизистых сетей. Аммониты с обычной, спирально закрученной раковиной в молодости, как уже было сказано выше, тоже питались планктоном, но в дальнейшем наверняка расширяли свой рацион за счет более крупной добычи. Диаметр самых крупных раковин аммонитов приближается к двум метрам, для некоторых видов нормальным был размер раковины в 50-60 см., наверняка такие гиганты могли закусывать многими морскими обитателями. У аммонитов были интересные нижние челюсти - аптихи, которые, судя по всему, использовались и как челюсти, и как крышечки, закрывавшие устье раковины в случае опасности. Скорее всего такое раздвоение функций челюстей приводило к тому, что челюсти аммонитов были в целом слабее челюстей современных головоногих моллюсков.

Значительно больше информации у палеонтологов имеется о том, кто ел самих аммонитов. На этих прекрасных головоногих охотились морские рептилии, рыбы, другие головоногие, включая кальмаров, белемнитов и, скорее всего, самих аммонитов и может быть даже ракообразные. Раковины аммонитов или их обломки часто находят в скелетах морских рептилий в том районе, где был желудок, кроме того, исследователи часто находят раковины аммонитов со следами укусов, иногда даже с заметными отпечатками зубов хищников. Многие аммониты заканчивали жизнь в зубах и клювах хищников, но многие выживали даже после их атак, аммониты были очень живучими и могли восстановить свою раковину даже после очень серьезных травм, наверняка затрагивавших и тело моллюска. Аммониты очень быстро эволюционировали, поэтому их раковины являются очень важными «руководящими ископаемыми», помогающими палеонтологам разделять слои осадочных пород и сопоставлять породы из разных местонахождений между собой.

### Подкласс Колеоидеи (*Coleoidea*)



Рис. 39. Кальмар *Sepioteuthis lessoniana*

Белемниты (*Belemnitida*) - полностью вымерший отряд внутрираковинных головоногих моллюсков (подкласс *Coleoidea*). Белемниты родственны современным осьминогам, каракатицам и кальмарам (рис.39). Среди вымерших головоногих к ним наиболее близки белемнотеутиды (*Belemnoteuthina* - нечто среднее между белемнитами и кальмарами), фрагмотеутиды (*Phragmoteuthida*) и аулакоцератиды (*Aulacoceratida*).

Известны отпечатки мягкого тела белемнитов. У них было десять щупалец, кальмароподобное строение тела, плавники на остром конце туловища. На щупальцах были расположены крючки. Белемниты обладали мощной внутренней раковиной - ростром. Вернее, их раковина, если можно ее так назвать, была разделена на три части - тонкую пластинку над телом - проостракум, разделенный на камеры фрагмокон и ростр на конце тела, за фрагмоконом.

Именно ростр вы можете видеть на фотографиях, их же чаще всего и именуют "белемнитами", так же как "аммонитами" обычно называют раковины аммонитов. В старину ростры называли "чертов палец". Ростр сохраняется лучше всего за счет своей прочности. Считается, что ростр был необходим для выравнивания тела в воде - как противовес голове и щупальцам животного и для лучшего управления движением - чтобы белемнит, плывущий острым концом вперед, не вилял из стороны в сторону. Видимо, к ростру крепились и хрящи, служащие основанием плавников.

Белемниты относятся к внутрираковинным головоногим моллюскам и все части их раковины располагались внутри тела. Впрочем, у некоторых родов белемнитов ростр, скорее всего, был покрыт тонкой прозрачной кожей. Об этом свидетельствует прижизненная окраска ростра, обнаруженная на некоторых образцах. Окраска нужна животному лишь на видимых частях тела. Тем более, что у белемнитов окраска располагается только на одной стороне ростра, как и окраска раковин у других головоногих - как современных наutilusов, так и у вымерших прямораковинных форм. У других родов белемнитов ростры были явно глубоко в теле - у таких форм они покрыты отпечатками сосудов. Время распространения белемнитов - с карбона по мел. Считается, что их предками, также как и предками аулакоцератид и аммонитов были бакритоидеи (*Bactritida*) - немногочисленная и загадочная группа головоногих с прямой раковиной. Впрочем, датировка каменноугольных белемнитов вызывает сомнение у некоторых специалистов. Возможно, что они возникли где-то на границе палеозоя и мезозоя, в перми или триасе. Широко распространились белемниты начиная с триаса.

Белемниты были активными хищниками. Судя по количеству ростров в юрских слоях, в основном они вели образ жизни, похожий на образ жизни современных кальмаров - плавали огромными стаями, состоящими из особей одного размера и возраста. Но возможно, что как и среди кальмаров, среди них были и виды, склонные к одиночному образу жизни. Как и аммониты, в основном они не пережили эпоху великого вымирания в конце мезозоя. Есть данные о том, что ростры белемнитов найдены и в отложениях, датированных палеогеном, это самое начало кайнозоя. Но эти данные у многих ученых вызывают сомнения. Впрочем, они дела не меняют, даже если



белемниты в палеогене и жили, то это уже были явно последние и немногочисленные представители отряда.

В Центральной России белемниты встречаются очень часто практически во всех юрских отложениях. Но, в отличие от аммонитов, белемниты не столь красивы и их роостры мало отличаются друг от друга. Иногда на роострах видны следы сверления и выедания детритофагами, иногда - домики червей - серпул и мшанки. Значит, роостр долго лежал на дне и какие-то донные животные потихоньку его заселяли. Изредка попадаются роостры с прижизненными повреждениями - деформациями или следами укусов акул и рептилий.

### Подкласс Наутилоидеи (*Nautiloidea*)



Рис. 40. Род *Nautilus*

Рис. 41. Прямая раковины *Nautiloidea*

Рис. 42. Род *Nautilus*

В самом широком плане наутилусами называют всех представителей подкласса головоногих моллюсков *Nautiloidea* (рис. 40-42). В таком случае наутилусами (или наутилоидеями) считают не только современных наутилусов и их предков, а также палеозойских головоногих с прямыми раковинами - разнообразных ортоцерасов, актиноцерасов и т.д. Подкласс *Nautiloidea* существует с кембрия по настоящее время.

Все они имеют внешнюю раковину, разделенную перегородками (септами) на отдельные камеры. Через все перегородки проходит специальная трубка - сифон. У многих палеозойских прямораковинных наутилоидей эти сифоны были чрезвычайно сложными, внутри них проходили дополнительные трубки, строились перегородки, откладывался кальцит для утяжеления раковины.

В более узком плане под словом "наутилус" понимают представителей отряда *Nautilida*, в который входит и современное семейство *Nautilidae* с двумя родами – *Nautilus* и *Allonautilus*. Надо сказать, что вымершие представители отряда *Nautilida* тоже очень разнообразны, но по своему строению они ближе к современным наутилусам, чем многие прямораковинные головоногие. Отряд наутилид возник в конце силура или самом начале девона.

Наутилоидей очень сложно классифицировать - в раннем палеозое они были очень многочисленны и разнообразны, у них очень разная форма раковины, разное строение сифона. У современных наутилусов около ста щупалец, но изначально, судя по данным эмбриологических исследований и некоторым отпечаткам, которые интерпретируются как следы головоногих, первые наутилоидеи имели 10 щупалец.

Вероятно, столько же щупалец имели и аммониты, и их предки - бактриты (отряд *Bacritida*), которые некоторые ученые тоже вносят в подкласс *Nautiloidea*. Но эволюционные пути аммонитов и наутилоидей разошлись как минимум с девона, а может быть и раньше. Так что называть аммонитов близкими родственниками наутилусов некорректно. Вероятно, по строению тела аммониты больше напоминали осьминогов и кальмаров, чем наутилусов, правда, с поправкой на наличие внешней раковины.

Раковину ископаемого наутилуса довольно легко отличить от раковины аммонита. У наутилусов ровные вогнутые (линзовидные) перегородки между камерами, их край, прикрепляющийся к стенке раковины, относительно прямой. Перегородки могут быть и изогнутыми, но эти изгибы ровные и плавные, в отличие от складок на перегородках аммонитов, которые делают линию крепления к стенке раковины аммонита (лопастную линию) сильно рассеченной, узорчатой.

Кроме того, у наутилид сифон, как правило, проходит на некотором удалении от стенки раковины, а у аммонитов он обычно располагается прямо у стенки.

Наутилусы - хищники и падальщики, в толще воды они захватывают щупальцами различных

животных, нападая иногда на червей, других моллюсков и мелкую рыбу, могут есть и падаль. Современные наутилусы не очень подвижны, поэтому они предпочитают малоподвижную или вовсе неподвижную добычу, гоняться за быстрой рыбой они не могут.

У наутилусов очень мощный челюстной аппарат - клюв. Эти челюсти, которые в ископаемом состоянии обычно находят отдельно от раковин, называют ринхолитами. Впрочем, часть ринхолитов относится к челюстям аммонитов.

Современные наутилусы (род *Nautilus*) обитают в Тихом и Индийском океанах, их всего два рода. Местами они довольно многочисленны, но распространены не очень широко. Они живут в толще воды на глубинах 100-600 метров, совершают суточные миграции вверх-вниз, иногда пускаются в довольно продолжительные путешествия вдоль рифов. Раковины современных наутилусов очень красивы, иногда их используют при создании украшений.

Наутилоиды появились в конце кембрия. Время их расцвета – ордовик и силур, когда длина прямораковинных наутилоидей достигала 8–9 м. Наружная раковина прямая или спирально закрученная, в основном гладкая, иногда с небольшими шипиками или бугорками. Жилая камера короткая, сифон открывался назад. В мезозое остался только отряд наутилид, от которого ныне в Индийском и Тихом океанах сохранились лишь несколько видов *наутилусов*. Последние ортоцератиды вымерли только в конце триаса, а по некоторым данным и вовсе дожили до мела. Интересно, что у палеозойских наутилоидей очень хорошо сохраняется прижизненная окраска. Благодаря этой окраске специалистам удается установить и прижизненное положение раковины животного в воде - если окраска явно делится на спинную и брюшную, значит, животное располагалось в воде горизонтально, если равномерная окраска покрывает раковину со всех сторон, значит, ее обладатель висел в воде вертикально вниз головой.

#### Подкласс Эндоцерасы (Endoceratoidea)



Рис. 43. Представитель эндоцератоидей

Эндоцерасы – головоногие моллюски, жившие в морях ордовикского периода (488-444 миллиона лет назад). Нужно заметить, что род эндоцерас (Endoceras) – это всего лишь один из родов обширной группы эндоцератоидей (или эндоцерид - отряд Endocerida), но так уж повелось, что его название стало общим собирательным обозначением всех представителей эндоцератоидей - преимущественно прямораковинных головоногих моллюсков с очень толстым сифоном (рис. 43).

Систематическое положение эндоцерасов дискуссионно, некоторые палеонтологи выделяют их в отряд в подклассе наутилоидей (Nautiloidea), другие считают целым подклассом, равным аммоноидеям или наутилоидеям.

Эндоцератоидеи появились в начале ордовика и вымерли в конце этого периода. Впрочем, возможно, что некоторые из них дожили до силура. Они имели прямые или слабо изогнутые раковины. У некоторых видов раковины напоминали по форме букву С, но это были, скорее, исключения из общего правила, у большинства эндоцератоидей раковины были прямые или почти прямые. Их отличительным признаком был толстый сифон- трубка, проходившая через все камеры длинной раковины. Как правило, сифон в процессе жизни моллюска заполнялся внутрисифонными отложениями – известковыми образованиями конической (чаще всего) формы. В ископаемом состоянии эти сифоны сохраняются очень хорошо, часто даже отдельно от остального фрагмента. Внутри сифона проходила тонкая эндосифонная трубка – второй, внутренний сифон. Причина формирования такой сложной структуры была в следующем.

Одной из задач, которую так или иначе приходилось решать всем типам головоногих моллюсков, была проблема стабилизации положения раковины в воде. Им нужно было как-то компенсировать вес собственного тела. Ведь заполненная газом раковина – тот же поплавок, висеть с ним в толще воды удобно, а вот плыть куда-то, тем более плыть быстро – довольно сложно. Все головоногие так или иначе решали эту задачу. Самым надежным вариантом, судя по всему, оказалось сворачивание раковины в спираль – по этому пути пошли многие наутилоидеи, а затем и аммоноидеи. При этом несколько возрастает сопротивление воды, зато центр плавучести оказывается рядом с центром тяжести и раковина в воде не виляет, управлять ей становится значительно легче.

Эндоцератоидеи пошли по другому пути – пути утяжеления раковины. Тем самым они смогли сохранить заостренную, ракетообразную форму раковины, удобную для перемещения в воде и, утяжелив ее конец, смогли решить проблему управляемости. Судя по всему, утяжеляли раковину и другие прямораковинные головоногие – актиноцерасы, и ортоцерасы, но эндоцерасы достигли в этом совершенства. Внутрисифонные отложения эндоцерасов представляли собой противовес телу животного. Вероятно, у эндоцерасов сифон служил лишь для формирования в нем этих известковых отложений, утяжелявших конец раковины, регулировать с помощью него плавучесть своей раковины они вряд ли могли.

Естественно, эндоцерасы очень сильно зависели от наличия в воде достаточного количества растворенных солей кальция. Вес крупных раковин эндоцератоидей при жизни, по оценкам некоторых исследователей, мог достигать нескольких сотен килограмм. Естественно, что для строительства такой раковины кальция требовалось очень много. Это было уязвимым местом эволюционной стратегии эндоцерасов и, возможно, именно изменение химического состава воды погубило их в конце ордовика. Но в течение 40 миллионов лет они процветали и если юрский и меловой периоды называют эпохой динозавров, то ордовик вполне можно назвать эпохой эндоцерасов, в морях было настоящее царство этих животных.

Первые эндоцератоидеи были довольно миниатюрными животными. Но впоследствии именно в этой группе появились гиганты размером с телеграфный столб. Самая крупная раковина эндоцераса в мире была найдена в США, ее длина составляла 9,5 метров. Из ордовикских отложений ленинградской области и Прибалтики известны фрагменты гигантских раковин длиной 2-4 метра, их полная длина при жизни моллюска составляла 5-6 метров, и это только длина раковины, без учета тела и щупалец животного.

В воде эндоцерасы держались горизонтально. Об этом говорит не только строение раковины, но и ее окраска, известная по крайне немногочисленным сохранившимся образцам. Спинная сторона раковин эндоцератоидей была покрыта волнистыми и зигзагообразными темными и светлыми полосами, брюшная сторона была светлой. Эта окраска типична для головоногих, плавающих горизонтально – при взгляде сверху она сливается с дном, при взгляде снизу – со светлым фоном неба и поверхности воды.

Раковины эндоцератоидей, даже не то что окрашенные, а просто сохранившиеся раковины, находят очень редко. Как правило, палеонтологи вынуждены довольствоваться лишь следами раковин.

Из-за своего характерного строения, раковины большинства эндоцерасов очень легко опознаются и отличаются от раковин других головоногих. Часто их раковины имеют несколько приплюснутую форму и имеют овальное, а не круглое сечение, а сифон очень часто бывает немного смещен вправо или влево от центральной линии раковины. В Ленинградской области и Прибалтике они составляют основную массу находок головоногих моллюсков в ордовикских отложениях.

## ЛЕКЦИЯ 8

### Тип Иглокожие (*Echinodermata*)

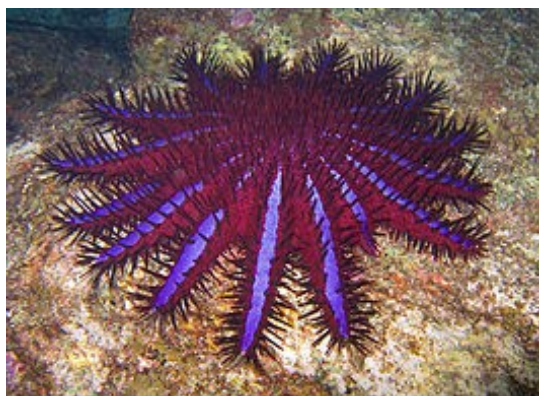


Рис. 44. Морская лилия



Рис. 45. Морская лилия среди камней

**Иглокожие** (лат. *Echinodermata*) — тип исключительно морских донных животных, большей частью свободноживущих, реже сидячих, встречающихся на любых глубинах Мирового океана. Насчитывается около 7000 современных видов (в России — 400). Наряду с хордовыми, иглокожие относятся к ветви вторичных животных (*Deuterostomia*). Современными представителями типа являются морские звёзды, морские ежи, офиуры (змеехвостки), голотурии (морские огурцы) и морские лилии. В состав этого типа входят также приблизительно 13 000 вымерших видов, которые процветали в морях, начиная с раннего кембрия (рис. 44, 45).

#### Строение и физиология

Для взрослых иглокожих характерна радиальная и обычно пятилучевая симметрия тела, в то время как их личинки — билатерально-симметричные. Таким образом, иглокожие обладают вторично-приобретённой радиальной симметрией тела. Все иглокожие проходят пятилучевую стадию развития, даже если в итоге вновь приобретают двустороннюю симметрию (морские огурцы, неправильные морские ежи). Многие морские лилии и некоторые морские звёзды обладают большим количеством рук, обычно кратным пяти. У некоторых офиур (*Gorgonocephalus arcticus*) руки ветвятся, образуя сложную древовидную структуру.

У взрослого иглокожего различают *оральную* сторону, на которой находится рот, и противоположную *аборальную* сторону, на которой обычно располагается анальное отверстие. Оральная сторона активно передвигающихся морских звёзд, офиур и морских ежей обращена к субстрату, по которому животное ползёт. Тело морских огурцов вытянуто в орально-аборальном направлении: на одном его конце располагается рот, а на другом — анус. Морские лилии ведут сидячий образ жизни, прикрепляясь к субстрату аборальной стороной.

Лучи (руки) иглокожего животного называются *радиусами*. На оральной стороне каждого радиуса обычно расположены амбулакральные ножки, с помощью которых животное передвигается. Напротив радиусов находятся *интеррадиусы*. Внешнюю радиальную симметрию животного нарушает мадрепоровая пластинка, располагающаяся на одном из интеррадиусов.

Размеры иглокожих варьируют от нескольких миллиметров до метра, а у некоторых вымерших видов — даже до 20 м. Тело морских звёзд и офиур имеет пятиугольную или звёздчатую форму, морских ежей — шарообразную, сердцевидную (сердцевидный морской ёж *Echinocardium cordatum*) или дисковидную (плоские морские ежи) форму, у голотурий тело бочонковидное или червеобразное, а у морских лилий напоминает цветок. Амбулакральная система уникальна для всего царства животных. Это сообщающаяся с окружающей средой через *каменистый канал* *имадрепоровую пластинку* сеть каналов, заполненная жидкостью, по составу близкой к морской воде. От *радиальных амбулакральных каналов* отходит множество *амбулакральных ножек*, у основания которых находятся *ампулы* — мышечные, при сокращении которых ножка удлиняется. На конце ножки находится присоска. Амбулакральная система участвует в дыхании, передвижении и добывании пищи. Так, с помощью совместной работы множества амбулакральных ножек морская



звезда может раскрыть раковину двусторчатого моллюска.

### Подтип Эхинозои (*Echinozoa*)

Эхинозои (*Echinozoa*), подтип иглокожих. Радиально-симметричные животные с меридиональным типом роста. Возникли в раннем кембрии. Форма тела шаровидная, веретеновидная, уплощённая, червеобразная. Т. н. рук и выступающих лучей нет. Обычно хорошо развит массивный скелет в виде панциря или теки. Свободноживущие и прикреплённые формы. 2 совр. класса - морские ежи и голотурии. Несколько вымерших классов.

### Класс Морские ежи (*Echinoidea*)



Рис. 46. Морской ёж *Diadema setosum*



Рис. 47. Пурпурный морской ёж

Морские ежи (лат. *Echinoidea*) — класс иглокожих. Описано около 940 современных видов (в России — 20). В ископаемом состоянии известны с ордовика (рис. 46, 47).

#### Строение морских ежей

Тело морских ежей обычно почти сферическое, размером от 2—3 до 30 см; покрыто рядами известковых пластинок (рис. 48, 49). Пластины, как правило, соединены неподвижно и образуют плотный *панцирь* (скорлупу), не позволяющий ежу изменять форму. По форме тела (и некоторым иным признакам) морские ежи подразделяются на *правильных* и *неправильных*. У правильных ежей форма тела почти круглая, и построены они по строго радиальной пятилучевой симметрии. У неправильных ежей форма тела уплощённая, и у них различимы передний и задний концы тела.



Рис. 48. Панцирь морского ежа



Рис. 49. Окраска панциря морского ежа

С панцирем морских ежей подвижно соединены (при помощи суставной сумки с мышечными волокнами) иглы разнообразной длины. Длина колеблется от 1—2 мм (плоские ежи, *Echinarachniidae*) до 25—30 см (диадемовые ежи, *Diadematidae*). Есть вид, полностью лишённый игл — токсопнеустес (*Toxopneustes*), тело которого усеяно педицелляриями. Иглы зачастую служат морским ежам для передвижения, питания и защиты. У некоторых видов они ядовиты, так как соединены с особыми ядовитыми железами. Ядовитые виды (*Asthenosoma*, *Diadema*) распространены в основном в тропических и субтропических районах Индийского, Тихого и Атлантического океанов.

Кроме игл, на поверхности панциря морских ежей сидят педицеллярии, а также, у ротового отверстия, особые органы равновесия — *сферидии*. У некоторых видов педицеллярии также



снабжены ядовитыми железами (*Toxopneustes*, *Sphaerechinus*).

Амбулакральная система обычна для иглокожих. Каждая амбулакральная ножка, снабжённая присоской, проходит сквозь скелетные пластинки панциря двумя веточками (через 2 поры). Амбулакральные ножки нижней стороны служат морским ежам для передвижения и рытья нор. Ножки спинной стороны преобразовались в органы осязания и дыхания. У некоторых видов амбулакральные ножки наряду с иглами и педицелляриями принимают активное участие в процессе очищения панциря и питания.

Рот у морских ежей расположен в центре нижней (*оральной*) стороны тела; анальное и половые отверстия — обычно в центре верхней (*аборальной*) стороны. У правильных морских ежей рот снабжен жевательным аппаратом (*аристотелев фонарь*), служащим для соскрёбывания водорослей с камней[1]. Аристотелев фонарь состоит из 5 сложных челюстей, каждая из которых оканчивается острым зубом. Зубы аристотелева фонаря участвуют не только в переработке пищи, но и в передвижении (вонзаясь в грунт), а также предположительно в рытье нор. У неправильных морских ежей, питающихся детритом, жевательного аппарата нет. Кишечник не имеет лучевого строения, а представляет трубку, идущую от ротового отверстия по спирали внутри полости тела. Иногда вдоль него идет *придаточная кишка*, открывающаяся в кишечник обоими концами. Органами дыхания служат наружные кожныежабры, расположенные около рта, амбулакральная система и придаточная кишка. Органы чувств и нервная система развиты довольно слабо. Помимо осязательных амбулакральных ножек и сферидиев, у ежей имеются примитивные глазки, расположенные на верхней стороне тела.

### Образ жизни и питание

Широко распространены в океанах и морях с нормальной соленостью на глубинах до 7 км; отсутствуют в малосоленых Каспийском, Черном и частично Балтийском морях. Широко распространены на коралловых рифах и в прибрежных водах, часто селясь там в расщелинах и углублениях скал. Правильные морские ежи предпочитают скалистые поверхности; неправильные — мягкий и песчаный грунт. Морские ежи — донные ползающие или же зарывающиеся животные. Передвигаются с помощью амбулакральных ножек и игл. По некоторым предположениям, с помощью «аристотелева фонаря» морские ежи просверливают себе норы в скалах, даже гранитных и базальтовых, где прячутся во время отлива и от хищников. Другие виды закапываются в песок или просто прикрывают себя кусками раковин, водорослями и т. д. Практически всеядны. Рацион включает водоросли, губок, мшанок, асцидий и разнообразную падаль, а также моллюсков, мелких морских звезд и даже других морских ежей. Фиолетовый ёж *Sphaerechinus granularis* легко справляется с раком-богомолем *Squilla mantis*. Живущие на мягком грунте виды заглатывают песок и ил, переваривая попадающие с ними мелкие организмы. Некоторые морские организмы используют морских ежей для защиты, прячась среди их игл: голотурии, офиуры, многощетинковые черви. Паразитические брюхоногие моллюски (*Melanellidae*), внедряясь в основание игл копыеносных ежей, образуют галлы и тем самым мешают росту иглы. Некоторые виды моллюсков прикрепляют к иглам свои кладки, и развивающиеся моллюски просверливают скорлупу ежа, просовывают внутрь него хоботки и питаются тканями. Морские ежи служат пищей для омаров, морских звёзд, рыб, птиц, морских котиков. Главным естественным врагом морского ежа является калан. Поймав ежа, калан либо долго крутит его в лапах (иногда предварительно завернув в водоросли), чтобы примять иголки и потом съедает; либо разбивает ежа камнем на собственной груди. Количество съедаемых каланами ежей столь велико, что кишечник, брюшина и даже кости этих морских млекопитающих порой окрашиваются пигментами морских ежей в фиолетовый цвет.

## Подтип Кринозои (*Crinozoa*)

**Кринозои (*Crinozoa*, или *Pelmatozoa*), подтип иглокожих. Известны с кембрия.**

Обычно радиально-симметричные животные со сфероидальной текой и радиально-дивергентным ростом её придатков - двурядных брахиол или рук (в последние входили амбулакральная и др. системы). Амбулакры действовали как пищ. желобки, протягиваясь в руки или брахпопы. Рот обычно в вершине теки, анальное отверстие поблизости, но иногда сбоку теки. Характерно постоянное или временное прикрепление стеблем, реже непосредственно основанием теки. 9 классов, в том числе 8 вымерших (бластоидеи и др.) и 1 современный- морские лилии.

### Класс Морские Пузыри (*Cystoidea*)

**Морские пузыри** или **цистоидеи** (*Cystoidea*) - вымерший класс типа иглокожих (*Echinodermata*). Существовали в первой половине палеозоя - они возникли в ордовике и вымерли в девоне (рис. 50).

По некоторым данным, отдельные виды дожили до перми. Они считаются ближайшими родственниками морских лилий – криноидей. Цистоидеи очень многочисленны в ордовикских известняках Ленинградской области.



Рис. 50. Окаменелые морские пузыри

Особенно интересны часто встречающиеся там шарообразные эхиносферитесы (род *Echinospaerites*), их замещенные кальцитовыми кристаллами таблички выглядят очень красиво.

У большинства из них тело состояло из относительно короткого стебля, небольших рук и относительно крупной чашечки, которая, собственно, чаще всего и сохраняется в ископаемом состоянии.

Делятся на два подкласса: Ромбифера (*Rombifera*) и Порифера (*Porifera*).

### Класс Морские бутоны (*Blastoidea*)



Рис. 51. *Pentremites*



Рис. 52. *Pentremites* вид сбоку

**Бластоидеи** (лат. *Blastoidea*) — класс вымерших беспозвоночных животных из группы иглокожие.

Длина до 35 см. Жили с ордовика по пермь. Насчитывалось 300 видов.

Характеризуются почковидной чашечкой пятилучевого строения, отсутствием рук. Снабжены были коротким стебельком (рис. 51, 52), служившим для прикрепления к подводным предметам. Чашечка состоит из 13 соединенных между собой известковых пластинок, расположенных в три пояса с пятью амбулакральными полями. Наибольшим распространением бластоидеи пользуются в каменноугольном известняке (область реки Миссисипи), реже встречаются в девонских отложениях (Эйфель, Испания и пр.) и в виде редких представителей в верхнесилурийских отложениях.

## Класс Морские лилии (*Crinoidea*)



Рис. 53. Морская лилия *Ptilometra australis*



Рис. 54. Ископаемые морские лилии

Морские лилии или криноидеи (*Crinoidea*) - донные животные с преимущественно сидячим образом жизни (рис. 53, 54). Именно животные, относящиеся к типу иглокожих (*Echinodermata*), а вовсе не растения, как может показаться из названия. Существуют с ордовика по настоящее время. Тело состоит из стебля, чашечки и брахиолой - рук. Стебли и руки состоят из члеников различной формы, при жизни животного они соединены мышцами, в ископаемом состоянии они часто разваливаются. У многих видов современных криноидей стебель редуцирован.

**Фильтраторы по типу питания.** Сейчас это глубинные животные, ранее, когда было меньше давление хищников, они обитали и на мелководье. Максимальный расцвет испытали в конце Палеозоя. В Подмосковье криноидеи часто встречаются в известняках каменноугольного периода. Чаще всего встречаются членики различной формы и кусочки стеблей, много реже - чашечки. Иногда попадаются целые морские лилии в известняке, но такие находки - большая редкость. Диаметр члеников - от нескольких миллиметров до 2 сантиметров. Длина стебля - до 1 метра у современных форм и до 20 метров у ископаемых.

Криноидеи редко сохраняются целиком, для этого необходимо было быстрое захоронение тела лилии в осадке, иначе ее быстро разбивало на отдельные членики или столбики члеников. Зато эти членики и столбики очень прочны, они в изобилии встречаются не только в известняке, но и в мраморе. Членики, представляющие из себя, по сути, кристаллы кальцита, сложно растворить и они хорошо сопротивляются давлению при метаморфизации породы, поэтому криноидеи - практически единственный тип крупных ископаемых, сохраняющихся в мраморе.

### Образ жизни и питание

Стебельчатые морские лилии (около 80 видов) ведут сидячий образ жизни и обнаруживаются на глубине от 200 до 9700 м. Бесстебельчатые, наиболее разнообразны на мелководьях тропических морей, часто ярко и пёстро окрашены. Примерно 65 % бесстебельчатых морских лилий обитает на глубине менее 200 м. В тропической части Тихого океана на одном рифе может обитать до 50 их видов. Бесстебельчатые лилии способны открепляться от субстрата, перемещаться вдоль дна и всплывать за счёт движения рук.

Все морские лилии являются пассивными фильтраторами, процеживающими из воды питательную взвесь: простейших (диатомовые водоросли, фораминиферы), личинок беспозвоночных, мелких ракообразных и детрит.

### Тип Полухордовые (*Hemichordata*)

Полухордовые — двусторонне симметричные целомические беспозвоночные, живущие в морях. Их тело состоит из трех отделов: хоботка, воротничка и туловища. В каждом отделе есть свои целомические мешки — в хоботке непарные, а в других отделах — парные. Хоботок поддерживается небольшим слепым выростом глотки — нотохордом. В глотке имеются парные жаберные щели. Нервная система состоит из брюшного и спинного нервных стволов, связанных одним-двумя окологлоточными нервными кольцами. Незамкнутая кровеносная система включает два основных

продольных сосуда — спинной и брюшной. Над нотохордом спинной сосуд, расширяясь, образует центральную лауну, к которой примыкает мускулистый пульсирующий орган — перикардий. Органы выделения — целомодукты. Полухордовые раздельнополы, половые железы находятся в туловище. В типе 2 класса: кишечнодышащие и крыложаберные.

### Класс (*Graptoloidea*)

#### Подкласс Граптолиты (*Graptolithina*)

Граптолиты — морские, колониальные формы с твердым ценоцием, широко распространенные в древнем палеозое, известные со среднего кембрия, многочисленные и разнообразные в ордовике и раннем силуре и вымершие в конце карбона. Они населяли мелководье палеозойских морей и сохранились преимущественно в битуминозных, глинистых, отчасти кремнистых сланцах, а также в известняках геосинклинальных областей. Эта группа чаще представлена лишь отпечатками на породе, реже остатками тел, в основном скелета, и очень важна для стратиграфии. Колонии (рабдосомы) с двустороннесимметричными ячейками, или теками, были разнообразными (рис. 55). Известны колонии древовидноразветвленные, кустистые, сетчатые со многими ветвями или из одной или двух ветвей, прямых, изогнутых или спирально свернутых. Ячейки располагались на ветвях правильно, триадами, четырех-, двух- и однорядно или беспорядочно. У ряда таких колоний возникали узлы ветвления. В каждом узле стolon давал три ветви: более длинную в столотеку и две боковых коротких — одну в автотеку, другую — в битеку. Автотеку строил автозооид, считающийся женской особью, битеку — бизооид, считающийся мужской особью; концевой зооид (столозооид) строил столотеку. У геологически более новых граптолитов (класс *Graptoloidea*), известных с ордовика, колонии были мономорфными, ячейки, или теки зооидов были однородными. Стенки ценоциев и ячеек, или тек состояли из наружного кортикального пластинчатого слоя и внутреннего фузеллярного, образованного спаянными друг с другом веретеновидными с зигзагообразным швом отдельностями из хитиноподобного вещества. В ячейках, несомненно, находились зооиды, связанные друг с другом полым столоном; строение их неизвестно. Рост колоний происходил апертурным почкованием концевых зооидов — столозооидов, т. е. не почкующиеся зооиды, как было сказано выше (согласно Козловскому), были половыми индивидуумами. Вероятно, они же улавливали пищу и ее переваривали.



Рис. 55. Окаменевшие граптолиты

Первый зосид, дававший начало колонии, образовывал конической формы сикулу с длинной, полый нитью — немой, почкованием он давал второго зооида, который, продырявив стенку сикулы (перфорирующее почкование), образовывал первую ячейку первой ветви колонии. Остальные зооиды возникали простым чашечным или апертурным почкованием столозооида. Появились в середине кембрийского периода (около 513—501 млн лет назад), вымерли в раннем карбоне (около 360—320 миллионов лет назад).

## ЛЕКЦИЯ 9

### Тип Хордовые (*Chordata*)

Хордовые (*Chordata*) — тип вторичноротых животных, для которых характерно наличие мезодермального осевого скелета в виде хорды, которая у высших форм заменяется позвоночником. По строению и функции нервной системы тип хордовых занимает



высшее место среди животных. В мире известно более 60 000 видов хордовых, в России — 4300 видов.

Понятие *хордовые* объединяет позвоночных и некоторых беспозвоночных, имеющих, по крайней мере в некоторый период их жизненного цикла, хорду, полый спинной нервный тяж, жаберные щели, эндостиль, и хвост, располагающийся после анального отверстия. Тип хордовых делится на три подтипа: головохордовые (ланцетники), оболочники, позвоночные — единственный подтип, имеющий череп. Ранее в качестве четвёртого подтипа рассматривались полухордовые, которые теперь вынесены в отдельную группу.

### Подтип Позвоночные (*Vertebrata* или *Craniata*)

**Позвоночные** (лат. *Vertebrata*) — подтип хордовых животных. Доминирующая (наряду с насекомыми) на земле и в воздушной среде группа животных. Всех остальных животных объединяют в несистематическую группу беспозвоночные. Использование этого термина оправдывается лишь той важной ролью, которую играют позвоночные в современном животном мире, так как в остальной группа беспозвоночных объединяет организмы, зачастую не имеющие практически ничего общего.

**Позвоночные, это высший подтип хордовых.**

По сравнению с низшими хордовыми (бесчерепными и оболочниками) они характеризуются значительно более высоким уровнем организации, что наглядно выражено как в их строении, так и в физиологических отправлениях. Если низшие хордовые ведут сидячий (прикреплённый) или малоподвижный образ жизни, то поведение позвоночных несравненно более сложно. Среди них нет видов с сидячим образом жизни; они перемещаются в широких пределах, активно разыскивая и захватывая пищу, спасаясь от преследования врагов, разыскивая для размножения особей другого пола. Активному образу жизни представителей подтипа отвечает высокий уровень развития их нервной системы.

### Класс Бесчелюстные (*Agnatha*)



Рис. 56. Речная минога

Бесчелюстные (лат. *Agnatha*) — архаичный надкласс позвоночных (рис. 56), почти полностью вымерших в наше время, за исключением 35 видов миног и миксин.

Бесчелюстные отличаются отсутствием челюстей, однако у них имеется развитый череп, что отличает их от бесчерепных.





Рис. 57. Рот миноги

Единственным современным позвоночным классом бесчелюстных являются круглоротые (*Cyclostomata*). В палеозое существовал также класс *Ostracodermi* (вымер в девоне).

### Строение

У бесчелюстных нет костной ткани (рис. 57) в скелете и в течение всей жизни сохраняется хорда. Парных плавников и настоящих челюстей нет. Рот круглый. Мешковидные жаберы, в отличие от рыбных, имеют энтодермальное происхождение. Жаберный скелет своеобразный, расположен под кожей снаружи от жаберных артерий и нервов. Во внутреннем ухе только два полукружных канала, а не три, как у челюстноротых.

### Происхождение и эволюция

Бесчелюстные — наиболее примитивный таксон подтипа Черепные (*Craniata*). Данный подтип ранее назывался «Позвоночные» (*Vertebrata*), но в 1981 г. англ. *P. Janvier* доказал, что наиболее примитивным членам данного таксона присущ череп, но не присущи (или присущи в рудиментарной форме) позвонки. Название *Vertebrata* сейчас используется для определения *Craniata*, которые наряду с черепом, могут иметь также и позвоночные элементы.

Недавно найденные в Китае две ископаемые формы стали древнейшими известными черепными — эти находки датируются ранним кембрием, около 530 миллионов лет назад. Эти ранние формы являются прямыми или опосредствованными предшественниками вообще почти всех позвоночных, и их находка свидетельствует, что позвоночные принимали участие во «взрыве» биоразнообразия организмов (*Metazoa*) в кембрии. Оба ископаемые останки являются небольшими по размеру (25 и 28 миллиметров), и имеют хрящевой череп, от пяти до девяти пар жаберных пузырей, большое сердце позади последней пары жаберных пузырей, хорду, зигзагоподобные блоки мышц (миомеры) и спинной плавник (одна из двух находок), поддерживаемый плавниковыми лучами. Одно из существ, *Mylokunmingia*, признано общим предшественником всех черепных, кроме миксин. Другое существо, *Haikouichthys*, определено как близкий родственник миног. В отличие от большинства других бесчелюстных, эти ранние формы не имели чешуи или защиты из костных пластин.

Эволюционный расцвет бесчелюстных приходился на кембрий, когда возникло несколько сотен видов. У многих видов образовались в замену настоящим челюстям зубы, свободно сидящие в ротовой полости, или же зубообразные наросты на частом в те времена головном панцире. Закат бесчелюстных начался с появлением первых челюстноротых рыб, чьи челюсти развились из передних жаберных дуг.

Палеонтологические находки свидетельствуют, что уже в ордовике (450 миллионов лет назад) среди черепных были как бесчелюстные формы, так и челюстноротые. Несмотря на наличие челюстноротых форм уже в данный временной отрезок, бесчелюстные были доминирующей формой вплоть до силурийского периода.

Миксины и миноги являются современными представителями бесчелюстных. Первые их ископаемые останки известны из пластов возрастом 300 и 330 миллионов лет соответственно. Согласно существующим гипотезам, миксины и миноги являются реликтовой древней группой позвоночных с большим количеством примитивных черт в строении организма (отсутствие челюстей, парных плавников, строение жабр в виде пузырей, наличие внешне-пищеварительного канала, один полукружный канал во внутреннем ухе и др.). Согласно современным теориям, примитивное строение тела представителей этих классов является следствием их древнего

происхождения, а не вторичного упрощения благодаря присущему им сейчас образу жизни — паразитизму или питанию падалью.

### Подкласс Конодонты (*Conodonta*)



Рис. 58. Конодонтоноситель

Конодонты (от др.-греч. — *конус* и др.-греч.— вымершие представители типа хордовых, внешним обликом похожи на современных угрей (рис. 58), отнесены к отдельному классу конодонтов (*Conodonta*).

Многие десятилетия (до начала 1980-х годов) они были известны только по микроскопическим (0,1—1 мм) окаменелостям зубовидных скелетных остатков, обнаруживавшимся в морских осадках различного геологического возраста (от позднего кембрия до позднего триаса включительно), которые, собственно, и называли *конодонтами* (в настоящее время их называют *конодонтовыми элементами*). При этом было установлено, что группа конодонтов объединяет ископаемые скелетные элементы, принадлежавшие различным группам животных, — *протоконодонты*, *параконодонты* и *эуконодонты*. Самих животных теперь также называют *конодонтоносителями* (*Conodontophora*), чтобы избежать смешения понятий.

Благодаря быстрому эволюционному изменению морфологии зубных элементов конодонтов они широко используются для биостратиграфии и целей геологического картирования.

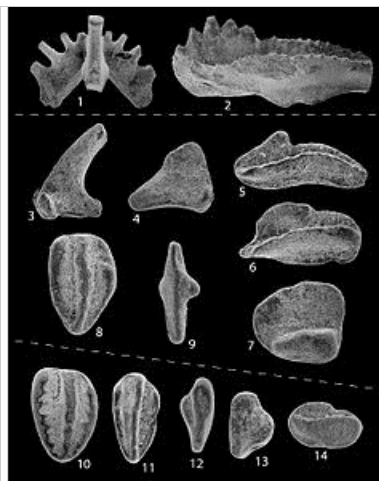


Рис. 59. Конодонтовыe элементы

#### Описание

По одиннадцати известным полным окаменелым отпечаткам конодонтоносителей можно сделать вывод, что они по внешнему виду напоминали угрей. Их ротовой аппарат состоял из 15 или, реже, 19 элементов и радикально отличался от челюстей современных животных (рис. 59). Форма элементов — зубовидная, гребенчатая, листообразная; состав — фосфат кальция.

Среди конодонтоносителей были как совсем крошечные (длиной около 1 см), так и гигантские (например, *Promissum*, длина которого достигала 40 см). В настоящее время палеонтологи сходятся во мнении, что для конодонтоносителей характерно наличие больших глаз, плавников с плавниковыми лучами, хорды и мощной поперечно расположенной мускулатуры.

#### Образ жизни

По мнению исследователей, «зубы» некоторых конодонтов представляли собой подобие фильтровальных аппаратов, при помощи которых планктон отфильтровывался из воды и отправлялся в плотку. Другие зубы, исходя из их строения, по их мнению, предназначались для того, чтобы «хватать и разрывать плоть».

Боковое расположение глаз конодонтов, однако, заставляет считать маловероятным их хищный образ жизни.

Сохранившиеся отпечатки мускулатуры позволяют предположить, что некоторые конодонты (промисумы, во всяком случае) были умелыми пловцами, неспособными, однако, к стремительным броскам.

### Инфратип Челюстноротые (*Gnathostomata*)

Челюстноротые (лат. *Gnathostomata*) — инфратип (группа) позвоночных животных. В классической систематике челюстноротые делятся на два надкласса: рыб (*Pisces*) и четвероногих (*Tetrapoda*). Однако из-за того, что исторически последние являются частью первых, рыбы не могут считаться монофилетическим таксоном. Поэтому Рыбы являются законным таксоном в рамках эволюционной таксономии (где допускается использование парафилетических таксонов) и не признаются как естественная группа в рамках кладистики.

Отдельные подразделения рыб также получают разную трактовку со стороны эволюционной таксономии и кладистики. Именно, Костные рыбы (лат. *Osteichthyes*) и Лопастепёрые рыбы (лат. *Sarcopterygii*) в эволюционной таксономии рассматриваются как парафилетические таксоны (не включающие происшедших от них четвероногих). В кладистике названия этих двух таксонов обозначают уже клады, получаемые добавлением к ним всех членов надкласса *Tetrapoda*.

Более точно эволюционно-исторические отношения челюстноротых могут быть описаны совокупностью следующих трёх кладограмм (для ясности в них добавлены явные указания, в какие именно группы следует включать четвероногих):

#### Надкласс Рыбы (*Pisces*)

Рыбы (лат. *Pisces*) — надкласс (в соответствии с современными принципами кладистики — парафилетическая группа) водных позвоночных животных. Обширная группа челюстноротых, для которых характерно жаберное дыхание на всех этапах постэмбрионального развития организма. Рыбы распространены как в солёных, так и в пресных водах, от глубоких океанических впадин до горных ручьев.

Рыбы играют важную роль в большинстве водных экосистем как составляющая пищевых цепей. Они имеют большое экономическое значение для человека из-за употребления их в пищу. Размеры современных рыб варьируют от 7,9 мм до 20 м (китовая акула).

В мире известно, по разным данным, от 25 000 до 31 000 видов рыб.

В России обитает около 3000 видов, в том числе в пресных водах встречается более 280 видов.

#### Класс Панцирные рыбы или Плакодермы (*Placodermi*)

Панцирные рыбы, или плакодёрмы (лат. *Placodermi*) — класс челюстноротых (*Gnathostomata*), живших в палеозое, начиная с раннего силура. Расцвет панцирных рыб пришёлся на девон, однако в его конце класс этих рыб полностью вымер. Ранние панцирные рыбы жили исключительно в пресной воде, но позже они переселились и в моря (рис. 60, 61).

Характерным признаком панцирных рыб была защищённость головы и туловища костяным панцирем. Самым крупным из представителей был дунклеостей из отряда *Arthrodira*, достигавший 10 метров в длину.



Рис. 60. Окаменелость *Bothriolepis panderi*

Панцирные рыбы были первыми позвоночными, у которых развились челюсти (предполагается, что эти челюсти развились из жаберных дуг бесчелюстных позвоночных). При этом

строение челюстей у плакодерм сильно отличается от строения челюстей у современных рыб. Так, у современных рыб эндохондральный небноквадратный элемент верхней челюсти расположен медиальнее основных мышц, смыкающих челюсти; у примитивных плакодерм он тесно связан со щекой, находясь латеральнее пространства, занимаемого челюстной мускулатурой.

У большинства плакодерм вместо зубов к краям челюстей прикреплены крупные костные пластины, причём ни у одного из видов неизвестно регулярной смены зубов, обычной для других рыб.

Эти особенности позволяют предполагать, что плакодермы произошли от линии примитивных челюстноротых позвоночных, отличных от форм, которые дали начало современным хрящевым и костным рыбам.

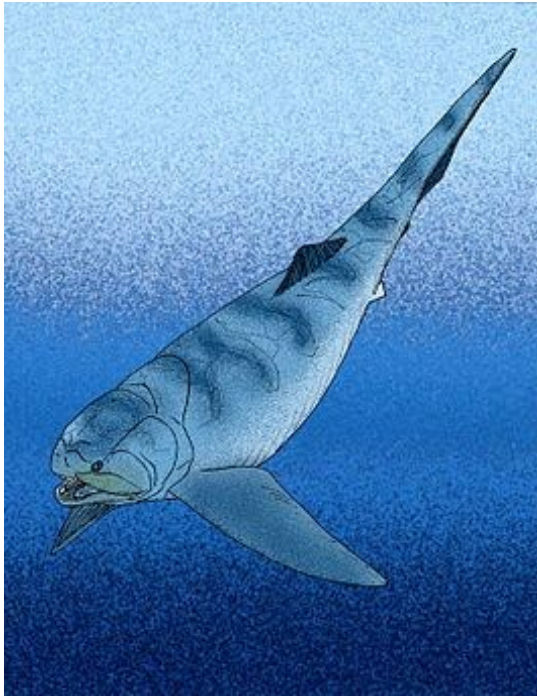


Рис. 61. Реконструированная панцирная рыбы

Все роды плакодерм обладали грудными и брюшными плавниками, но ни у одного не известен анальный. Хвост преимущественно *гетероцеркальный* (одна его лопасть больше другой).

### Класс Колючкозубые Акантоды (*Acanthodii*)

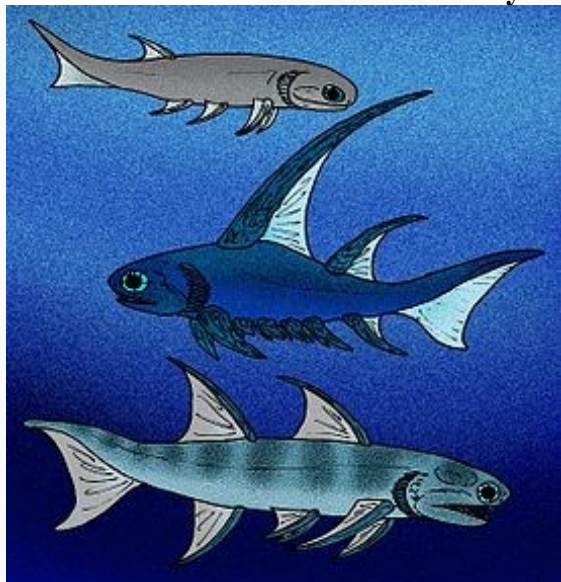


Рис. 62. Акантоды

Аканто́ды, или колючкозу́бые (лат. *Acanthodii*, раньше — *Acanthodei*) — класс вымерших рыб, имевших, по-видимому, черты, присущие обоим подклассам костных рыб — и лопастепёрых, и лучеперых рыб (рис. 62).



Рис. 63. Отпечаток акантодовой рыбы из рода *Diplacanthus*

Существовали с позднего силура (430 млн лет назад) до ранней перми (250 млн лет назад), главным образом в пресных водоёмах (рис. 63). Питание — предположительно, планктон.

#### Особенности строения, классификация

Древнейший из известных акантод был морским животным, но на протяжении девонапресноводных становилось всё больше. У них замечены две особенности, не обнаруженные у более ранних видов позвоночных: у них была челюсть, и они имели достаточно крепкий позвоночник, что помогало им в плавании, так как их спинной плавник был закреплён лучше, нежели у акул.

Акантоды делятся на три отряда: климатиеобразные, ишнакантообразные и акантодообразные. Климатиеобразные имели много маленьких защитных костей на позвоночнике, у ишнакантообразных на челюсти имелись зубы, в то время, как акантодообразные зубов не имели, но зато у них были длинные жаберные гребни.

### Класс Хрящевые рыбы (*Chondrichthyes*)

Хрящевые рыбы (лат. *Chondrichthyes*) — один из двух классов ныне существующих рыб. Наиболее известные представители — акулы (*Selachii*) и скаты (*Batoidea*).

У хрящевых рыб скелет состоит из хрящей (рис. 64), которые однако вследствие отложения минералов могут становиться довольно твёрдыми. Хрящевые рыбы не являются, как раньше предполагалось, группой доисторических животных, у которых не состоялось развитие костного



скелетаскелета.



Рис. 64. Песчаная акула

Для ряда хрящевых рыб характерно живорождение и даже образование желточной плаценты, имеющей ряд функций, схожих с функциями настоящей плаценты у плацентарных.

У хрящевых рыб, в отличие от костных, нет плавательного пузыря. В связи с этим, чтобы не опуститься на дно, хрящевые рыбы должны находиться в движении. И у хрящевых, в отличие от костных рыб, жабры открываются наружу жаберными щелями; жаберных крышек нет.

### **Класс Костные рыбы (*Osteichthyes*)**

Костные рыбы (лат. *Osteichthyes*) имеют парные конечности (плавники). Рот этих рыб образован хватающими челюстями с зубами, жабры расположены на жаберных дугах с внутренней скелетной опорой, ноздри парные (рис. 65).

Обладают чешуей ганоидного, циклоидного или ктеноидного типа. Скелет костный. Во внутренней полости костных рыб располагаются органы пищеварения, кровообращения, выделения и размножения.

Из ротовой полости пища переходит в глотку, из неё в ртщевод, а затем в объёмистый желудок или сразу в кишечник. В желудке происходит частичное переваривание пищи под воздействием желудочного сока. Окончательное переваривание пищи происходит в тонком кишечнике. В начальный отдел тонкого кишечника впадает проток жёлчного пузыря, печени и протоки поджелудочной железы. В тонком кишечнике питательные вещества всасываются в кровь, а не переваренные остатки пищи удаляются через анальное отверстие.



Рис. 65. Скалярия

У костных рыб под позвоночником имеется плавательный пузырь, заполненный смесью газов, которые выделяются из кровеносных сосудов. При увеличении объёма пузыря плотность тела рыбы уменьшается, и она легко всплывает. При уменьшении объёма пузыря — рыба плывёт в глубину.

Дыхание жаберное. Из ротовой полости вода проходит через жаберные щели, омывает жабры и

из-под жаберных крышек выходит наружу. Жабры состоят из жаберных дуг, которые, в свою очередь, состоят из жаберных лепестков и жаберных тычинок.

У некоторых видов существенное значение имеет кожное дыхание, или имеются приспособления к дыханию воздухом.

Кровеносная система рыб замкнутая, сердце состоит из 2 камер: предсердия и желудочка. От желудочка к жабрам отходит большой кровеносный сосуд — аорта, ветвящийся на более мелкие — артерии. В жабрах артерии образуют густую сеть мельчайших сосудов — капилляров. После обогащения крови кислородом (обогащённая кислородом кровь называется артериальной) сосуды вновь собираются в артерию, которая ветвится на более мелкие артерии и капилляры. В органах тела через стенки капилляров кислород и питательные вещества поступают в ткани, а из тканей в кровь — углекислый газ и другие продукты жизнедеятельности.

Ненужные для организма вещества выделяются из крови, когда они проходят через органы выделения — почки. От почек отходят два мочеточника, по которым моча стекает в мочевой пузырь, и удаляется наружу через отверстие позади анального.

Оплодотворение наружное. У видов с внутренним оплодотворением копулятивный орган самцов образуется изменённой частью анального плавника.

### **Подкласс Лучепёрые рыбы (*Actinopterygii*)**

Лучепёрые рыбы (лат. *Actinopterygii*). Подавляющее большинство известных современных видов рыб (свыше 20 000 или около 95 %) относятся к лучепёрым.

Наиболее древняя находка ископаемых лучепёрых рыб имеет возраст 420 млн. лет (конец силурийского периода). Это хищная рыба *Andreolepis hedei* из отряда палеонискообразных. Останки этого вида были найдены в России, Швеции и Эстонии.

В пермском и триасовом периодах были широко распространены лучепёрые рыбы, обладающие ганоидной чешуей. На смену им около 200 млн. лет назад появились костистые рыбы, которые в настоящий момент являются наиболее разнообразной и многочисленной группой рыб.

В отличие от лопастеперых, другого класса костных рыб, лучепёрые, как правило, обладают костным позвоночником, и только у немногих сохраняется хорда или её остатки.

## **ЛЕКЦИЯ 10**

### **Надкласс Четвероногие (*Tetrapoda*)**

Четвероногие, или назёмные позвоночные (лат. *Tetrapoda*) — надкласс позвоночных из группы челюстноротых (*Gnathostomata*). Характерный признак четвероногих — наличие четырёх конечностей, обычно служащих для передвижения по суше. В некоторых группах конечности существенно видоизменились для полёта (птицы, рукокрылые), плавания (ластоногие, китообразные, сирены, ихтиозавры, плезиозавры) или редуцировались (безногие земноводные, змеи, некоторые ящерицы).

Название *Tetrapoda* восходит к др.-греч. — «четыре», и — «нога».

### **История развития**

Предками четвероногих могли быть ископаемые (*Coelacanthimorpha*), которые выползали из воды на четырёх мускулистых плавниках и недолгое время передвигались по суше. Считалось, что из-за засушливого климата многие водоёмы высыхали, что заставляло этот вид рыб осваивать новые сферы обитания. В результате этих прогулок по суше благодаря эволюционному скачку у целакантообразных развились ноги, превратив их в подобие земноводных. В России древнейший тетрапод был обнаружен в 1999 году совместной группой исследователей Палеонтологического института им. А. А. Борисяка РАН и сотрудников Ливенского краеведческого музея. Это *Якубсония ливенская* (*Jakubsonia livnensis*). Её возраст — порядка 350 миллионов лет.

## Систематика

Четвероногие образуют группу, содержащую около 22 тысяч видов. Приспособившись к жизни на суше, они дышат лёгкими, в том числе и возвратившиеся в водную сферу китообразные, сирены и вымершие ихтиозавры. Только приспособленные к жизни в воде личинки земноводных, а также неотенические земноводные (такие, как аксолотль), дышат жабрами.

Четвероногих делят на пять классов (один из них вымер): Земноводные (*Amphibia*), Пресмыкающиеся (*Reptilia*), Птицы (*Aves*), Синапсиды (*Synapsida*) – вымерший, Млекопитающие (*Mammalia*)

### Класс Земноводные (*Amphibia*)



Рис. 66. Лягушка

Земноводные, или амфибии (лат. *Amphibia*) — класс позвоночных четвероногих животных, в числе прочих включающий тритонов, саламандр, лягушек (рис. 66) и червяг — всего более 6700 современных видов, что делает этот класс сравнительно немногочисленным. В России — 28 видов, на Мадагаскаре — 247 видов.

Группа земноводных относится к наиболее примитивным наземным позвоночным, занимая промежуточное положение между наземными и водными позвоночными животными: размножение и развитие у большинства видов происходит в водной среде, а взрослые особи обитают на суше.

### Общая характеристика

Все земноводные имеют гладкую тонкую кожу, сравнительно легко проницаемую для жидкостей и газов. Строение кожи характерно для позвоночных животных: выделяется многослойный эпидермис и собственно кожа (кориум). Кожа богата кожными железами, выделяющими слизь. У некоторых слизь может быть ядовитой или облегчающей газообмен. Кожа является дополнительным органом газообмена и снабжена густой сетью капилляров. Роговые образования очень редки, также редки и окостенения кожи: у *Ephippiger aurantiacus* и рогатой жабы вида *Ceratophrys dorsata* имеется костяная пластинка в коже спины, у безногих земноводных — чешуйки; у жаб иногда под старость отлагается известь в коже.

Тело разделено на голову, туловище, хвост (у хвостатых) и пятипалые конечности. Голова подвижно соединена с туловищем. Скелет разделён на отделы:

- осевой скелет (позвоночник);
- скелет головы (череп);
- скелет парных конечностей.

В позвоночнике выделяют 4 отдела: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой. Число позвонков — от 7 у бесхвостых до 200 у безногих земноводных. Шейный позвонок подвижно приращивается к затылочному отделу черепа (обеспечивает подвижность головы). К туловищным позвонкам прикрепляются рёбра (кроме бесхвостых, у которых они отсутствуют). Единственный крестцовый позвонок соединён с тазовым поясом. У бесхвостых позвонки хвостового отдела срастаются в одну кость.

Плоский и широкий череп сочленяется с позвоночником при помощи 2 мыщелков, образованных затылочными костями.

Скелет конечностей образован скелетом пояса конечностей и скелетом свободных конечностей. Плечевой пояс лежит в толще мускулатуры и включает парные лопатки, ключицы и вороньи кости, соединённые с грудиной. Скелет передней конечности состоит из плеча (плечевая кость), предплечья (лучевая и локтевая кости) и кисти (кости запястья, пястья и фаланги пальцев). Тазовый пояс состоит из парных подвздошных, седалишных и лобковых костей, сросшихся между собой. Он прикреплен к крестцовому позвонку через подвздошные кости. В состав скелета задней конечности входят бедро, голень (большая и малая берцовая кости) и стопа. Кости предплюсны, плюсны и фаланги пальцев. У бесхвостых кости предплечья и голени сливаются. Все кости задней конечности сильно удлинены, образуя мощные рычаги для передвижения прыжками.

### Класс Пресмыкающиеся (*Reptilia*)



Рис. 67. Леопардовая черепаха



Рис. 68. Китайский аллигатор

Пресмыкающиеся (рептилии — от лат. *Reptilia*) — класс (по традиционной классификации), или парафилетическая группа (покладистической классификации) преимущественно наземных позвоночных животных (рис. 67, 68), включающий современных черепах, крокодилов, клювоголовых, амфисбен, ящериц и змей. В XVIII—XIX веках вместе с амфибиями объединялись в группу гады — холоднокровные наземные позвоночные. В мире известно около 9400 видов пресмыкающихся, на территории России обитает 72 вида.

Крупнейшие наземные животные принадлежали к динозаврам — представителям древних пресмыкающихся. Пресмыкающиеся пережили расцвет в эпоху мезозоя, когда они доминировали на земле, в море и в воздухе. В конце мелового периода большая часть пресмыкающихся вымерла. Современные рептилии — лишь разрозненные остатки того мира (рис. 68, 69).



Рис. 68. Гаттерия



Рис. 69. Медноголовый щитомордник

У пресмыкающихся наблюдаются как черты более простых по строению амфибий, так и черты высших позвоночных животных.



Рис. 70. Чешуйки на коже ящерицы

Наружный кожный покров пресмыкающихся в результате утолщения и ороговения образует



чешуйки или щитки. У ящериц роговые чешуйки перекрывают друг друга, напоминая черепицу. У черепах сросшиеся щитки формируют сплошной прочный панцирь. Смена рогового покрова происходит путём полной или частичной линьки, которая у многих видов происходит несколько раз в год (рис. 70). Плотная и сухая кожа содержит пахучие железы. Слизистые железы отсутствуют. В наружной части внутреннего слоя кожи часто находятся специальные клетки — хроматофоры. В этих клетках секретируются пигменты: меланины и каротиноиды. Также в хроматофорах встречается способный отражать свет гуанин. Благодаря хроматофорам, некоторые пресмыкающиеся способны изменять окраску своего тела за сравнительно короткое время. Хамелеоны — наиболее известные представители с подобным свойством.

### Скелет

В осевом скелете пресмыкающихся разделение на отделы более заметно, чем у земноводных. Хорошо различимы пять отделов позвоночника: шейный (лат. *pars cervicalis*), туловищный (пояснично-грудной, *pars thoracolumbalis*), поясничный, крестцовый (*pars sacralis*) и хвостовой (*pars caudalis*).

Типичным для пресмыкающихся является следующее строение осевого скелета. Общее количество позвонков различно у разных видов (50—80, у змей возрастает до 140—435). Из позвонков шейного отдела (от 7 до 10) два передних (*атлант* и *эпистрофей*) образуют сустав, позволяющий голове не только двигаться в вертикальной плоскости относительно первого шейного позвонка, но и поворачиваться. В туловищном отделе от 16 до 25 позвонков, каждый с парой рёбер.

Первые несколько позвонков прикрепляются к груди, образуя грудную клетку (отсутствует у змей). В крестцовом отделе всего два позвонка, к широкому поперечным отросткам которых прицепляется таз. Хвостовой отдел составляют несколько десятков (15—40) постепенно уменьшающихся в размерах позвонков.

Последние хвостовые позвонки представляют собой небольшие палочковидные косточки. В некоторых группах рептилий осевой скелет имеет отличия. У змей позвоночник отчетливо делится лишь на туловищный и хвостовой отделы, грудина отсутствует. У черепах позвонки туловищного отдела срастаются со спинным щитом панциря, вследствие чего неподвижны. Череп пресмыкающихся значительно более окостеневший, чем у земноводных. Лишь в обонятельной капсуле и слуховой области содержится небольшое количество хряща.

Осевой и висцеральный отделы черепа эмбрионально формируются отдельно, но у взрослых особей срастаются в единое образование. В состав черепа входят как хрящевые (замещающие, или первичные), так и многочисленные кожные (покровные, или вторичные) кости.

Пояс передних конечностей сходен с поясом земноводных, отличаясь лишь более сильным развитием окостенения. Пара передних конечностей рептилий состоит из плеча, предплечья и кисти. Пара задних конечностей — из бедра, голени и стопы. На фалангах конечностей расположены когти.

### Подкласс Анапсиды (*Anapsida*)

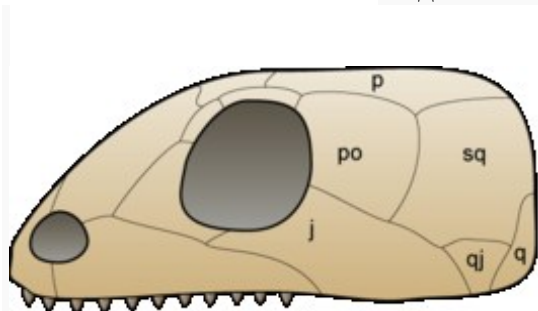


Рис. 71. Анапсидный череп



Рис. 72. Череп морской черепахи *Caretta caretta*

**j: скуловая p: теменная q: квадратная**

**po: заглазничная qj: квадратно-скуловая sq: чешуйчатая**

**Анапсиды** — это амниоты, череп которых не имеет височных окон (рис. 71, 72). Традиционно анапсиды рассматривались как монофилетический таксон рептилий, однако выдвигались гипотезы о том, что некоторые группы рептилий с анапсидными черепами могут быть лишь отдалённо родственными по отношению друг к другу. Многие современные палеонтологи полагают, что черепахи произошли от диапсидных рептилий, утративших отверстия в щёчных костях, хотя эта



гипотеза разделяется не всеми. Из современных анапсид единственными живыми представителями являются черепахи. Впервые черепахи отмечены в верхнем триасе, однако в то время они уже имели практически все анатомические особенности современных черепах, за исключением карапакса, то есть их формирование должно было начаться гораздо раньше — в частности, они уже имели суставы внутри рёберной клетки. Большинство прочих рептилий с анапсидными черепами, в том числе миллереттиды и парейзавры, вымерли в позднем пермском периоде в ходе массового вымирания. Проколофоны дожили до триасового периода.

#### Подкласс Диапсиды (*Diapsida*)



Рис. 73. Череп омейзавра *Omeisaurus tianfuensis*

**Диапсиды** (лат. *Diapsida*) — группа рептилий, сформировавшаяся около 300 миллионов лет назад во время (рис. 73) позднего каменноугольного периода и существующая до наших дней (крокодилы, клювоголовые, чешуйчатые). В современных системах классификации птицы также относятся к диапсидам[1], так как они произошли от предков диапсидных рептилий. Ныне насчитывается около 7925 видов диапсидных рептилий по всему миру (и около 14600 вместе с птицами).

Диапсиды были следующей за анапсидами и синапсидами группой, отделившейся от котилозавров. Их череп имеет две височные впадины, расположенные выше и ниже заглазничной кости. Диапсидные в конце палеозоя (пермь) дали чрезвычайно широкую адаптивную радиацию систематическим группам и видам, которых обнаруживают и среди вымерших форм, и среди нынешних рептилий. Среди диапсидных наметились две основные группы Лепидозавроморфы (*Lepidosauromorpha*), Архозавроморфы (*Archosauromorpha*). Наиболее примитивные диапсиды из группы Лепидозавров — отряд Эозухии (*Eosuchia*) — были предками отряда Клювоголовые, от которых в настоящее время сохранился лишь один род гаттерии. В конце перми от примитивных диапсид обособились чешуйчатые (*Squamata*), ставшие многочисленными в меловой период. К концу мелового периода от ящериц произошли змеи.

## Класс Синапсиды (*Synapsida*)



Рис. 74. Скелет *Dimetrodon grandis*

**Синапсиды** (лат. *Synapsida*) или тероморфы (лат. *Theromorpha*, от др.-греч. — «зверь» и — «форма» — звероподобные) — звероящеры — таксономическая группа в составе амниот (наряду с завропсидами), возникшая около 320 млн. лет назад. Одна из групп синапсид — терапсиды (*Therapsida*) — была предком млекопитающих (рис. 74).

На протяжении большей части XX в. синапсиды считались одним из подклассов класса рептилий, включавший 2 отряда: пеликозавры (*Pelycosauria*) и терапсиды (*Therapsida*).

Позднее широкое распространение представлений, характерных для филогенетической систематики, привело к пересмотру классификации синапсид. Класс рептилий в старом его объёме был признан парафилетической группой, и синапсиды были выведены из его состава, получив в конце XX в. статус самостоятельного класса.



Рис. 75. Археоптирис, древнейший из известных синапсид

Характерной чертой синапсид является наличие с каждой стороны их черепа одной височной впадины (рис. 76), расположенной ниже заглазничной кости (у завроптеригий — тоже одна височная впадина, но лежащая выше заглазничной кости, а у диапсид — две височные впадины). Височные впадины служат для выхода челюстных мышц, а их наличие позволяло амниотам более эффективно — по сравнению с земноводными и черепахами, череп которых не имел височных впадин — кусать свою добычу.

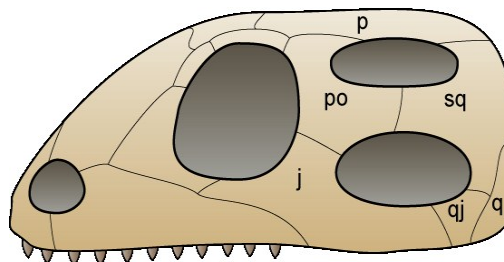


Рис. 76. Типичное для синапсид строение черепа.

j: скуловая p: теменная q: квадратная

po: заглазничная qj: квадратно-скуловая sq: чешуйчатая

## ЛЕКЦИЯ 11

### Класс Птицы (*Aves*)

**Птицы** (лат. *Aves*) — класс теплокровных яйцекладущих позвоночных животных, представители которого характеризуются тем, что тело их покрыто перьями и передние конечности видоизменены в органы полёта — крылья (виды, которые не летают, имеют недоразвитые крылья). Изначально строение тела птиц приспособлено к полёту (рис. 77), хотя в настоящее время существует много видов нелетающих птиц. Ещё одним отличительным признаком птиц является также наличие клюва. На сегодняшний день на Земле обитает более 9792 различных видов, в том числе на территории России — 657 гнездящихся видов, а всего на территории страны отмечено 789 видов, включая 125 видов, гнездование которых не показано, и 7 вымерших видов, что делает их наиболее разнообразной группой надкласса четвероногих. Птицы населяют все экосистемы Земного шара от Арктики до Антарктики. Наука, изучающая птиц, называется орнитология.



Рис. 77. Аисты в гнезде

Птицы представляют собой хорошо обособленную группу теплокровных позвоночных животных. Одним из наиболее характерных признаков представителей которой является покров из перьев, предохраняющий тело от неблагоприятных изменений температуры и играющий важную роль при полёте. Способность к полёту является главнейшей особенностью птиц (отсутствие такой способности у некоторых современных птиц — вторичное явление). Все птицы откладывают яйца. Верхние конечности приобрели форму крыльев, и птицы, как правило способны летать, хотя есть и исключения — страусы, пингвины и ряд островных эндемиков в ходе эволюции утратили способность к полёту. Птицы обладают особым строением органов дыхания и пищеварения, что тесно связано с их способностью летать. Некоторые птицы, в особенности вороны и попугаи, обладают способностью к быстрому обучению.

Теория эволюции птиц от рептилий возникла после открытия в 1860 году окаменелых останков археоптерикса — животного, жившего около 150 млн лет назад в верхней юре. Археоптерикс обладал характеристиками типичного пресмыкающегося — особым строением таза и рёбер, зубами, когтистыми лапами и длинным, как у ящериц, хвостом. В то же время найденные окаменелости продемонстрировали хорошо сохранившиеся отпечатки маховых крыльев с перьями, аналогичных тем, что имеются у птиц. В отличие от предыдущих исследований, это существо уже не рассматривают в качестве общего прародителя всех современных птиц, однако оно считается древнейшим и наиболее примитивным представителем класса *Aves* или *Avialae*, и вероятно имеет близкое родство с настоящим предком. Среди возможных ближайших родственников птиц рассматривается также авимим — маленький хищный динозавр с большими глазами и крупным мозгом, населявший Землю в меловом периоде около 75 млн лет назад.

### Класс Млекопитающие (*Mammalia*)

**Млекопитающие** (лат. *Mammalia*) — класс позвоночных животных, основными отличительными особенностями которых являются живорождение (за исключением инфракласса первозвери) и вскармливание детёнышей молоком (подрастая, постепенно переходят с молока на твёрдую пищу). В мире известно по разным оценкам от 5000 до 5416 видов млекопитающих, а на территории России — до 380 видов.

В одних классификациях млекопитающие и звери (лат. *Theria*) рассматриваются как тождественные, в других звери — отдельный подкласс в классе млекопитающие (в который, правда,

входит подавляющее большинство современных видов), противопоставляемый подклассу первозвери (лат. *Prototheria*). Иногда в качестве синонима неспециалисты ошибочно используют термин *животные*. Изучением млекопитающих занимается наука *териология* (*маммалиология*).

**Млекопитающие распространены по всему миру и встречаются на всех континентах, во всех океанах и на большинстве существующих островов. Ареал однопроходных ограничивается Австралией и Новой Гвинеей, сумчатых — пространством Австралии, Океании и обоих американских континентов. Самое широкое распространение у плацентарных млекопитающих, которые сегодня присутствуют на всех континентах (хотя до прибытия европейцев в Австралию там обитали лишь немногие виды плацентарных, а именно летучие мыши и мышиные). На отдалённых островах до прибытия человека существовала лишь бедная видами фауна млекопитающих, и на многих из них, в том числе и в Новой Зеландии, обитали только несколько видов летучих мышей.**

Млекопитающие населяют почти все биотопы Земли и встречаются как в пустынях и тропических лесах, так и в высокогорье и в полярных регионах. К немногим регионам и биотопам, в которых (за исключением редкого пребывания людей) отсутствуют млекопитающие, относятся глубоководный океан и внутренняя часть Антарктиды.

Кроме живорождения и выкармливания потомства молоком, для млекопитающих характерен целый ряд признаков; некоторые из них встречаются и у других групп позвоночных, некоторые свойственны не всем видам млекопитающих, и лишь отдельные такие признаки уникальны. Среди таких особенностей:

- Наличие волосяного покрова (шерсти), потовых и сальных желёз;
- Особый тип строения головного мозга (в том числе сильное развитие конечного мозга, переход к нему функций основного зрительного центра и центра управления сложными формами поведения);
- Наличие трёх слуховых косточек среднего уха (видоизменённых костей нижней челюсти), наружного ушного прохода и ушной раковины;
- Семь позвонков в шейном отделе позвоночника;
- Истинная гомойотермия (теплокровность);
- Четырёхкамерное сердце; одна (левая) дуга аорты;
- Альвеолярное строение лёгких;
- Зубы, сидящие в ячейках (альвеолах) челюстей; гетеродонтность (разнозубость);
- Безъядерные эритроциты.

**Всего существует 20 отрядов млекопитающих. В подклассе яйцекладущих – один отряд: однопроходные, в инфраклассе сумчатых – один отряд: сумчатые, в инфраклассе плацентарных 18 отрядов: неполнозубые, насекомоядные, шерстокрылы, рукокрылые, приматы, хищные, ластоногие, китообразные, сирены, хоботные, даманы, трубкозубые, парнокопытные, мозолоногие, ящеры, грызуны и зайцеобразные.**

Некоторые ученые выделяют из отряда приматов самостоятельный отдел тупайи, их отряда насекомоядные выделяют отряд прыгунчиковые, а хищных и ластоногих объединяют в один отряд.

Каждый отряд делится на семейства, семейства – на роды, роды – на виды. Всего на земле в настоящее время обитает около 4000 видов млекопитающих. Каждое животное в отдельности называется особь.

К млекопитающим принадлежит **Гоминиды**, это отряд приматов, включающий ископаемых предков людей (человека умелого и человека прямоходящего) и современных людей.

**Питекантроп** - обезьяночеловек. Остатки питекантропа впервые были найдены в раннечетвертичных отложениях острова Ява. **Архантроп** (человек прямоходящий)-древнейший представитель рода Человек; предок палеоантропов. К архантропам относятся питекантропы, синантропы, антантропы, гейдельбергский человек и др. Для архантропов характерны мощные надглазничные валики, низкие, уплощенные своды черепа. Архантропы занимались охотой и собирательством, изготавливали грубые каменные орудия. Формой социальной организации

архантропов было первобытное человеческое стадо.

**Палеоантроп** - стадия эволюции гоминид, следующая за архантропами и предшествующая неантропам.

**Неандерталец** - представитель древних ископаемых людей, живших около 40 тыс. лет назад. Неандертальцы имели небольшой рост и крупный мозг примитивного строения, грубое строение скелета. Неандертальцы жили в пещерах, охотились, изготавливали орудия, добывали и использовали огонь. Впервые ископаемые остатки неандертальцев найдены в долине Неандерталь (Германия).

**Кроманьонец** - представитель одной из групп ископаемых первых людей современного вида, живших в конце каменного века по всей Земле. Кроманьонцы имели высокий рост, большой объем мозговой коробки, широкое и короткое лицо. Ископаемые остатки кроманьонцев найдены в гроте Кро-Маньон (Франция). Социальной организацией кроманьонцев было родовое общество.



## Литература

1. Барнс Р. и др. Беспозвоночные: Новый обобщенный подход. М., Мир, 1992.
2. Брайко В. Д. Мшанки. Фауна Украины. Т. 24. Вып. 1. Киев, 1983
3. «Большая книга о самых маленьких. Жуки, моллюски, пауки» 2002 г. Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М. С. Гилярова и др. 2-е изд. — М.: Сов. Энциклопедия, 1989. — 864 с.
4. Вестхайде В., Ригер Р. Зоология беспозвоночных. = Spezielle Zoology. Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere / пер. с нем. О. Н. Бёллинга, С. М. Ляпкина, А. В. Михеева, О. Г. Манылова, А. А. Оскольского, А. В. Филиппова, А. В. Чесунова; под ред. А. В. Чесунова. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. — С. 366—423.
5. Вологдин А.С. Тип Archaeosyatha. Археоциаты. // Основы палеонтологии. Т.2. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви М.: Изд-во АН СССР, 1962.
6. Головоногие // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона: В 86 томах (82 т. и 4 доп.). — СПб., 1890—1907.
7. Ересковский А. В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). — СПб.: СПбГУ, 2005. — 304 с.
8. Зоология беспозвоночных в двух томах. Том 1: от простейших до моллюсков и артропод. Под ред. В. Вестхайзе и Р. Ригера. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008.
9. Клюге Г. А. Мшанки северных морей СССР. Определители по фауне. 76. М.-Л., 1962.
10. Колтун В. М. Стекланые, или шестилучевые, губки Северных и Дальневосточных морей СССР. (Класс Hyalospongiae). Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии Наук СССР. Выпуск 94. — Ленинград: Наука, 1967. — 128 с.
11. Константинов В. М., Наумов С. П., Шаталова С. П. Зоология позвоночных. — М.: Академия, 2000. — 496 с.
12. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных: В 3-х т. Т. 1. — М.: Мир, 1992. — 280 с.
13. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных: В 3-х т. Т. 3. — М.: Мир, 1993. — 312 с.
14. Медников Б. М. Биология: формы и уровни жизни. — М.: Просвещение, 1994. — 415 с.
15. Мшанки // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона: В 86 томах (82 т. и 4 доп.). — СПб., 1890—1907.
16. Наумов С. П. Зоология позвоночных. — М.: Просвещение, 1982. — 464 с.
17. Основы палеонтологии. М.: Госгеолтехиздат, 1960. Членистоногие. Трилобиты и ракообразные, с. 17—194.
18. Словарь морфологических терминов и схема описания трилобитов. М.: Наука, 1982. 60 с.
19. Шарова И. Х. Зоология беспозвоночных — М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2005 — С. 108.
20. Casey W. Dunn et al. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life // Nature. 2008. V. 452, p.745-750.
21. Clarke, John M. & Rudolf R. The Eurypterida of New York. Albany: New York State Education Department, 1912.
22. Ciurca, Samuel J. (1998). The Silurian Eurypterid Fauna . Retrieved July 25, 2004. p. 329-635-
23. López Gappa J. J., Tablado A., Magaldi N. H. Influence of sewage pollution on a rocky intertidal community dominated by the mytilid *Brachydontes rodriguezi* // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1990. — 63. — P. 163—175.
24. Struck, T. H., Halanych, K. M., Purschke, G. (2005). Dinophilidae (Annelida) is most likely not a progenetic Eunicida: evidence from 18S and 28S rDNA. Molecular Phylogenetics and Evolution 37: 619—623.
25. Tulkki P. Effect of pollution on the benthos of Göthenberg // Helgoländer wiss. Meeresunters. — 1968. — 17, 1 — 4. — P. 209—215.
26. Vinther, J., P. Van Roy, & D.E.G. Briggs. Machaeridians are Palaeozoic armoured annelids // Nature 451, 185—188.
27. Whyte, Martin A. «Palaeoecology: A gigantic fossil arthropod trackway». Nature 438, 576—576